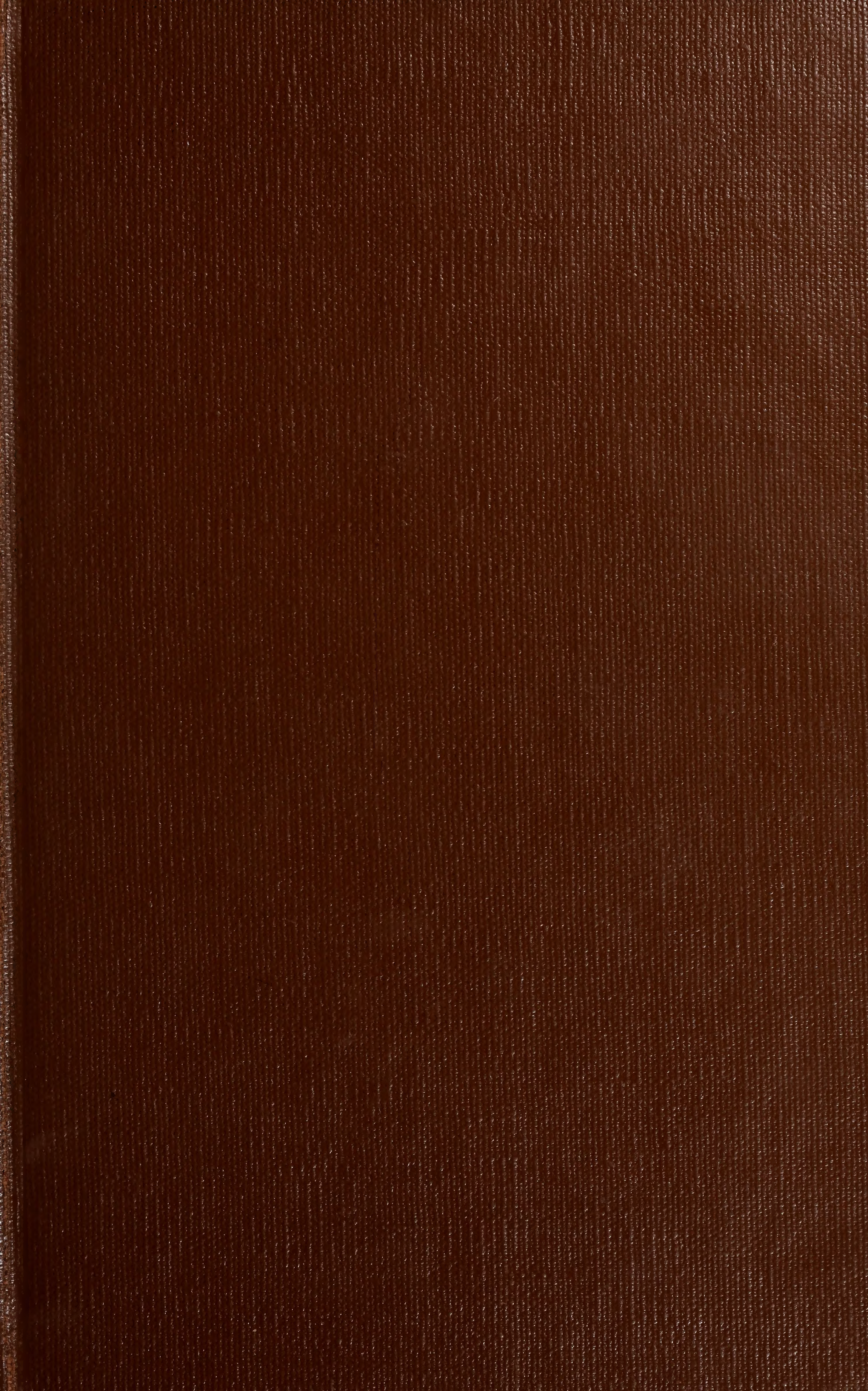



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.









ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

42. BAND · 1977

Mit 190 Abbildungen





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (1—6) 1—384 (1977)

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

II. Bekanntmachung

III. Buchbesprechungen

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Vol. 43 (1), 1-64, 1978 ISSN 0044-3468





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 178,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 32,60 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

 — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei GmbH & Co. KG., Uelzen

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 1, 1—64

ASTM-Coden: ZSAEA7 43 (1), 1—64 (1978)

Mit zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
VERLAG PAUL PAREY, HAMBURG UND BERLIN

REDAKTIONELLE RICHTLINIEN (Stand 1978)

I. Themenbereich

Die Zeitschrift für Säugetierkunde ist das Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Das Verlagsrecht liegt beim Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Die Zeitschrift dient in Übereinstimmung mit der Satzung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde vom 6.10.1965 der Förderung der Säugetierforschung.

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde . Die Veröffentlichungssprachen sind Deutsch, Englisch oder Französisch. Die Zeitschrift erscheint 6 x jährlich im Umfang von 64 Seiten je Heft.

II. Einsendung und Annahme der Manuskripte

Manuskripte zur Veröffentlichung sind einzusenden an einen der Herausgeber oder die Schriftleitung der Zeitschrift für Säugetierkunde, z. Hd. Herrn Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71.

Über die Annahme von Manuskripten zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde wird gemäß Geschäftsordnung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde entschieden.

Als Eingangsdatum des Manuskriptes, das bei der Veröffentlichung der Arbeit angegeben wird, gilt grundsätzlich das Datum des ersten Einganges bei der Schriftleitung, unabhängig davon, ob das Manuskript dem Autor wegen Änderungen oder Kürzungen zur Bearbeitung zurückgeschickt werden mußte. Bei notwendigen Änderungen läßt sich allerdings eine längere Frist zwischen dem ersten Eingangstag und der Drucklegung des überarbeiteten Manuskriptes nicht vermeiden.

Schriftwechsel, der die technische Drucklegung betrifft, ist an die Anschrift der Verlagsbuchhandlung Paul Parey zu richten:

Spitalerstraße 12
D-2000 Hamburg 1

III. Beschaffenheit der Manuskripte

1. Äußere Form

Die Manuskripte sind 2-fach in einer der Veröffentlichungssprachen der Zeitschrift einzureichen. Sie sind mit Schreibmaschine, möglichst auf DIN A 4-Blättern (21 x 29,7 cm), mit einem linken Heftrand von 4 cm und einem doppelten Zeilenabstand zu schreiben. Jeder Originalarbeit ist eine deutsche Zusammenfassung mit englischer Titelübersetzung, bei französischsprachigen Arbeiten zusätzlich auch eine französische Zusammenfassung beizufügen, die jeweils einen Umfang von 20 Zeilen zu je 60

Anschlägen nicht überschreiten sollen. Außerdem enthält jede Originalarbeit einen vorangestellten englischsprachigen Abstract von maximal 200 Worten. Bei französisch- und deutschsprachigen Arbeiten ist dem Abstract eine englische Titelübersetzung beizufügen. Für die Abfassung des Abstracts ist das auf S. 7 abgedruckte Merkblatt zu beachten.

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen erhalten weder Zusammenfassungen noch Abstracts.

Am Kopf der Manuskripte sollen ggf. außer den Namen der Verfasser die offizielle und ungekürzte Bezeichnung der Institute bzw. der Forschungsstätten, in denen die Arbeit entstanden ist, angegeben werden.

Am Schluß der Arbeit sind die genauen Anschriften des oder der Verfasser zu vermerken.

Autorennamen im Zusammenhang mit Literaturzitaten sind im Text mit Bleistift zu unterstreichen. Sie werden bei der Veröffentlichung in sogenannten "Kapitälchen" gesetzt.
Wissenschaftliche botanische und zoologische Gattungs-, Art- und Unterartnamen sind durch eine Schlangenlinie zu kennzeichnen, sie werden kursiv gesetzt. Der Name von Erstbeschreibern bei wissenschaftlichen Namen wird nicht unterstrichen, da er gewöhnlich (keine Kapitälchen) gesetzt wird.
Jede Originalarbeit soll in der Regel in Einleitung, Material und Methodik, Ergebnisse, Diskussion, Zusammenfassung und Literatur gegliedert sein.

Im Manuskript ist am Rand durch einen entsprechenden Hinweis zu vermerken, an welcher Stelle die einzelnen Abbildungen und Tabellen eingefügt werden sollen.

2. Umfang der Manuskripte

a) Originalarbeiten sollen einschließlich Abbildungen, Tabellen und Literaturverzeichnis einen Umfang von 30 Manuskriptseiten nicht überschreiten.

b) Wissenschaftliche Kurzmitteilungen sollen einschließlich Abbildungen, Tabellen und Literaturverzeichnis einen Umfang von 3 Manuskriptseiten nicht überschreiten. Sie können zeitlich bevorzugt veröffentlicht werden.

3. Abbildungen

Anzahl und Größe der Abbildungen sind unbedingt auf das notwendige Mindestmaß zu beschränken. Als Vorlagen für Abbildungen, die zusammen mit dem Manuskript einzureichen sind, können nur scharfe und kontrastreiche, reproduktionsfähige Originale verwendet werden. Der Reproduktionsmaßstab wird vom Verlag festgelegt; Vorschläge der Verfasser werden weitgehend berücksichtigt. Auf der Rückseite der Abbildungen sind die Namen der Verfasser und die Zeitschrift mit Bleistift zu vermerken.

Zu jeder Abbildung gehört eine Abbildungsunterschrift. Die Texte der Abbildungsunterschriften sind dem Manuskript der Arbeit auf einem gesonderten Blatt untereinander geschrieben beizufügen. Die Abbildungen sind durchgehend zu numerieren. Hinweise im Manuskript auf Abbildungen erfolgen durch Angabe der Abbildungsnummer (nicht der Seite, auf der die Abbildung veröffentlicht wird). Bei Beschriftungen auf den Abbildungen ist der voraussichtliche Verkleinerungsmaßstab zu berücksichtigen, damit die Schrift nach der Verkleinerung noch lesbar bleibt. Alle Abbildungen einer Veröffentlichung sind einheitlich zu beschriften.

Sofern Abbildungen aus anderen Veröffentlichungen übernommen werden, ist die genaue Quellenangabe erforderlich.

Nachträgliche Änderungen an Druckstöcken sind nicht möglich.

Die Abbildungsvorlagen gehen später zusammen mit den Korrekturfahnen (siehe V/1) an den Verfasser zurück.

4. Tabellen

Die Anzahl der Tabellen ist unbedingt auf das notwendige Mindestmaß zu beschränken.

Die Tabellen müssen durchlaufend numeriert werden und mit einer Tabellenüberschrift versehen sein. Bei Aufnahme von Tabellen aus anderen Veröffentlichungen ist die genaue Quelle anzugeben.

In die Tabellen und die Legenden dürfen nur Zeichen aufgenommen werden, die gesetzt werden können.

Die Darstellung des gleichen Sachverhalts durch Tabellen und Abbildungen (Kurvenzeichnungen) ist unzulässig.

5. Literaturverzeichnis

Jeder Originalarbeit - in der Regel auch der wissenschaftlichen Kurzmitteilung - ist ein Literaturverzeichnis beizufügen, das die im Text zitierten Veröffentlichungen enthalten und auf diese beschränkt sein soll. Die Namen der Zeitschriften, in denen die zitierten Arbeiten erscheinen, sollten so angegeben werden, wie sie als Kurztitel auf den Zeitschriftenumschlägen gekennzeichnet werden. Soweit derartige Angaben fehlen, wird gebeten, sich nach den DIN-Normen 1502 mit Beiblatt zu richten, die bei Bedarf vom Verlag angefordert werden können. Das Literaturverzeichnis ist alphabetisch nach den Verfassernamen zu ordnen und enthält den vollständigen Titel der Arbeit. Anonyme Beiträge sind an den Anfang des Literaturverzeichnisses zu stellen.
Jedes Literaturzitat ist nach folgenden Beispielen aufzuführen:

a) Zeitschriftenbeiträge:

SCHILDKNECHT, H.; MASCHEWITZ, V.; WINKLER, H. (1968): Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsen-Sekrete. Die Naturwissenschaften 3, 112 - 117.

b) Bücher oder andere selbständige Veröffentlichungen:

RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

c) Handbuchbeiträge:

STELL, F. F. (1971): Mechanism of synaptic transmission. In: Neurosciences Research. Ed. by S. Ehrenpreis. New York, London: Academic Press. Vol. 4, 1 - 27.

e) Unveröffentlichte Arbeiten sollen nur zitiert werden, wenn sie zur Veröffentlichung angenommen sind, und zwar unter Angabe der Zeitschrift, die die Arbeit angenommen hat:

KUHN, H.-J. (1976): Antorbitaldrüse und Tränennasengang von *Neotragus pygmaeus*. Z. Säugetierkunde (im Druck).

Im fortlaufenden Text erfolgt der Hinweis auf zitierte Literatur nach folgendem Beispiel:

BERCKS und BODE (1969), bzw.: (RICHTER 1971, 1973; STARCK und SCHNEIDER 1971

Bis zu zwei Autoren sollten die Namen genannt werden, bei mehr als zwei Autoren ist nur der erste Autor mit dem Zusatz et al. zu zitieren.

6. Maß-, Gewichts- und Temperaturangaben

Alle Maßangaben müssen im SI-System erfolgen (vgl. Merkblatt über "Gesetz über Einheiten im Meßwesen" (Anlage)).

Konzentrationen von Lösungen werden in Molarität (M) oder Normalität (N) angegeben. Alle anderen Konzentrationen werden in % aufgeführt.

7. Nomenklatur

Alle biologischen Namen werden nach dem neuesten Stand der internationalen Nomenklatur erbeten. Chemische Formeln sind einzeilig zu schreiben und nach der Nomenklatur der Chemical Society (J. Chem. Soc. 1067, 1936) aufzuführen; Enzyme sind in Internationalen Einheiten wie bei Enzyme Nomenclature (Elsevier Publishing Co., 1965), Aminosäuren nach der Vorschrift, die im Biochem. J. 52, 1 (1952) angegeben sind, aufzuführen. Bei ausgefallenen käuflich erworbenen Substanzen und Reagentien sollen bei erstmaliger Erwähnung Name und Adresse der Hersteller- oder Lieferfirma angegeben werden.

8. Abkürzungen

Abkürzungen biologischer, chemischer oder sonstiger Begriffe sind nur insoweit zu verwenden, wie die Kenntnis dieser Abkürzungen international mit Sicherheit vorausgesetzt werden kann. In jedem Falle ist bei erstmaliger Abkürzung der vollständige Begriff anzugeben.

IV. Bedingungen für die Veröffentlichung

Die Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde erfolgt unter folgenden Bedingungen:

1. Die Arbeit darf noch nicht an anderer Stelle veröffentlicht sein. Examensdrucke gelten nicht als Veröffentlichungen in diesem Sinne.

2. Mit der Annahme des Manuskriptes zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde erwirbt die Verlagsbuchhandlung das ausschließliche Verlagsrecht sowie die ausschließlichen Nachdruck-, Übersetzungs- und sonstigen Wiedergaberechte an dieser Arbeit für die gesetzlich bestimmte Dauer des Urheberrechts.

3. Die Verlagsbuchhandlung stellt dem Verfasser unberechnet 50 Sonderdrucke seiner Arbeit zur Verfügung. Mehrbedarf wird berechnet. Bestellungen auf Sonderdrucke müssen spätestens in Verbindung mit der Rücksendung der korrigierten Fahnen der Arbeit durch den Verfasser erfolgen.

4. Beim Verkauf von Sonderdrucken an Erwerbsunternehmen erhält der Verfasser ein Honorar in Höhe von 10 % des Erlöses.

5. Erlöse, die durch die Vergabe von Nachdruck-, Übersetzungs- oder sonstigen Wiedergaberechten erzielt werden, werden zwischen Autor und Verlagsbuchhandlung je zur Hälfte geteilt.

6. Der gesetzliche Anspruch des Verfassers aus § 54 Abs. 2 des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland auf Vervielfältigungsgebühren gegenüber

gewerblichen Unternehmen, welche die erschienene Arbeit zum innerbetrieblichen Gebrauch photomechanisch oder in sonstiger Weise vervielfältigen, geht zur Wahrnehmung auf den Verlag über, der seinerseits verpflichtet ist, die Wahrnehmung dieser Ansprüche - da sie nur kollektiv vertretbar sind - der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, Frankfurt/M., zu übertragen. Die Einziehung dieser Vergütungsansprüche erfolgt auf der Grundlage von Pauschalverträgen mit den in Betracht kommenden Wirtschaftsverbänden. Die Verteilung des Gebührenaufkommens wird durch die vom Deutschen Patentamt als Aufsichtsbehörde genehmigte Satzung der GmbH und durch den Verteilungsplan geregelt. Danach wird das Gebührenaufkommen nach Abzug der Verwaltungskosten je zur Hälfte an die in Betracht kommenden Autorenvereinigungen und die in Betracht kommenden Verlage ausgezahlt.

V. Drucklegung

1. Fahnenkorrektur

Die zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde angenommenen Arbeiten werden zunächst in sogenannten "Fahnen" abgesetzt. Der Autor erhält zusammen mit seinem Manuskript zwei Fahnenausfertigungen mit der Bitte um Korrektur und Rücksendung einer Fahnenausfertigung zusammen mit dem Manuskript an die Schriftleitung. z. Hd. Prof. Dr. Harald Schliemann, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg. Zur Kennzeichnung der notwendigen Korrekturen soll das auf S. 8 aufgeführte "Schema der Korrekturzeichen" verwendet werden. Die Korrekturen dürfen sich nur auf die Ausmerzung von Satzfehlern beschränken. Insbesondere dürfen keine Ergänzungen eingefügt werden, die nicht innerhalb einer Druckzeile unterzubringen sind. Die Zeitschrift wird im Zeilengußverfahren hergestellt. Das hat zur Folge, daß bei jeder Korrektur die gesamte Zeile, in der eine Korrektur notwendig wird, neu gesetzt werden muß. Korrekturen, die den Umfang einer Zeile verändern, würden sich daher auf die nachfolgenden Zeilen auswirken. In solchen Fällen müssen alle neu gesetzten Zeilen besonders sorgfältig überprüft werden.

Manuskriptändernde Korrekturen durch den Autor werden dem Verfasser in Rechnung gestellt.

Seitenverweise innerhalb des Manuskriptes dürfen nicht erfolgen.

Mit den Fahnenausfertigungen übersendet der Verlag auch einen Klischeeandruck sowie die Originalvorlagen der zu der Arbeit gehörenden Abbildungen an den Verfasser. Der Klischeeandruck und die Originalvorlagen müssen an die Schriftleitung zusammen mit den korrigierten Fahnen zurückgeschickt werden.

2. Umbruchkorrektur

Die Schriftleitung entscheidet, in welchem Heft der Zeitschrift für Säugetierkunde und an welcher Stelle die einzelne Arbeit veröffentlicht wird. Sobald die Reihenfolge der Veröffentlichungen innerhalb eines Heftes festgelegt ist, wird der "Fahnensatz" "umbrochen" - d. h. auf Seitenhöhe gebracht. Bei dieser Gelegenheit werden auch die in der Fahne angebrachten Korrekturen ausgeführt und die Abbildungen in geeigneter Weise in den Satzspiegel eingebaut. Die Umbruchkorrektur wird von der Schriftleitung gelesen. Die Schriftleitung gibt die Veröffentlichung zum Druck frei.

VI. Buchbesprechungen

Am Schluß jedes Heftes werden in der Regel Buchbesprechungen aus dem Themenbereich Zoologie, speziell Säugetierkunde, abgedruckt. Die der Zeitschrift zur Rezension zugehenden Veröffentlichungen werden von der Schriftleitung zur Besprechung

an Fachwissenschaftler vergeben. Diese müssen das Manuskript der Buchbesprechung innerhalb von drei Monaten der Schriftleitung einreichen, andernfalls wird das Rezensionsexemplar zurückgefordert. Das Rezensionsexemplar verbleibt im Besitz des Rezensenten. Bei der Rezension eines Buches sind einleitend genaue bibliographische Angaben nach folgendem Schema zu machen: Namen mit den nachgestellten Anfangsbuchstaben der Vornamen des bzw. der Verfasser des Buches, Titel des Buches, Erscheinungsort, Verlag, Nummer der Auflage - falls nicht 1. Auflage -, Seitenzahl, Anzahl der Abbildungen und Tabellen, Einband und Ladenpreis. (Beispiel: Mayr, E.: Grundlagen der zoologischen Systematik. Theoretische und praktische Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet. Aus dem Englischen übertragen und bearbeitet von Prof. Dr. O. Kraus. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1975. 370 S.,78 Abb., 20 Tab., DM 68,--).

VII. Beihefte

Für die Veröffentlichung guter, zusammenfassender säugetierkundlicher Arbeiten besteht in beschränktem Ausmaß die Möglichkeit, sie als Beihefte zur Zeitschrift für Säugetierkunde herauszubringen. Sie erscheinen unter dem Titel Mammalia depicta. Diese Beihefte sollen nach Bedarf in zwangloser Folge in deutscher oder englischer Sprache veröffentlicht werden und das Gebiet der Säugetierkunde im weitesten Sinne umfassen. Die Reihe Mammalia depicta wird von Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover, herausgegeben. Die Reihe ist redaktionell nicht Bestandteil der Zeitschrift für Säugetierkunde. Die Entscheidung über die Annahme von Arbeiten für die Veröffentlichung in der Reihe Mammalia depicta treffen die Herausgeber und der Verlag gemeinsam.

Neben umfangreicheren wissenschaftlichen Arbeiten, die nicht zu speziellen Charakter haben und für einen breiteren Leserkreis von Interesse sind, können in besonderen Fällen auch umfangreichere Sammelreferate über aktuelle einschlägige Themen als Beihefte veröffentlicht werden. Als Umfang der Hefte sind etwa 5 bis 8 Druckbogen je 16 Seiten (entsprechend etwa 100 bis 160 Schreibmaschinenseiten) vorgesehen. Die Herausgabe von Beiheften kann davon abhängig sein, daß seitens der Verfasser oder von dritter Seite Druckbeihilfen zur Verfügung gestellt werden.

***

Herausgeber, Schriftleitung und Verlag sind ständig bemüht, alle zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde angenommenen Arbeiten so schnell wie irgend möglich und drucktechnisch einwandfrei zur Veröffentlichung zu bringen. Sie bitten deshalb alle Autoren, die in diesen Redaktionellen Richtlinien niedergelegten Grundsätze sorgfältig zu beachten, damit die Herausgabe der Zeitschrift mit jährlich 6 Heften arbeitsmäßig und drucktechnisch gewährleistet werden kann.

Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde Verlagsbuchhandlung Paul Parey

RICHTLINIEN FÜR DIE ABFASSUNG EINES ABSTRACTS

Es ist wichtig, daß der Autor mit seinem Manuskript einen aussagefähigen Abstract in englischer Sprache einreicht, der unter dem Gesichtspunkt der Literaturdokumentation abgefaßt sein soll. Damit soll die vollständige Erfassung der durch den Abstract vermittelten Information sichergestellt werden. Die nachstehenden Hinweise sind als stilistische Formulierungshilfe gedacht.

I. Originalarbeiten

A. Einleitung: Der erste Satz des Abstracts soll mit einem Verb im Imperfekt beginnen und eine Aussage über Hypothese oder Zweck der Untersuchung sowie ihre Reichweite machen.

Beispiel: "Studied the antorbital gland and the nasolachrymal duct of Neotragus pygmaeus"
"Tested deer antlers to determine their properties of stability."
"Described the chromosomes of the European hamster (Critecus Critecus, 2 n = 22)."
"Investigated olfactory thresholds in the hedgehog to elucidate the primary process in olfaction."

Anmerkung: "Investigated" ist bei größeren Forschungsleistungen zu verwenden, "studied" bei beschränkteren.

Außer dem ersten Satz des Abstract soll kein weiterer Satz mit einem Verb beginnen.

B. Material und Methodik: Das untersuchte Tiermaterial ist zu spezifizieren (Anzahl, Typ, Alter, Geschlecht usw.). Anlage der Untersuchung, Gerätschaft, Methode der Datengewinnung sind so ausführlich wie notwendig und in ihrer Bedeutung für das Experiment darzustellen.

C. Ergebnisse: Daten und Ergebnisse sind ggf. unter Angabe ihrer statistischen Absicherung zusammenzufassen.

D. Diskussion: Es ist über Schlußfolgerungen aus den Ergebnissen bzw. über Vergleiche zwischen Ergebnissen zu berichten.

Anmerkung: Bei durchgeführten Tests oder angewandten Verfahren ist im Imperfekt zu berichten:
"35 animals were administered a test ..."

Für Ergebnisse und Schlußfolgerungen ist das Präsens zu wählen:
"Results indicate that 30 % of the animals were ..."

Abstracts von Originalarbeiten sollen zwischen 100 und maximal 200 Worte enthalten

II. Übersichtsartikel, Diskussionsartikel, Theorienartikel

A. Aufgabenstellung: Der erste Satz des Abstract soll mit einem Verb im Präsens beginnen und den Charakter der Arbeit (z.B. review, discussion, theory) umreißen sowie den Gegenstand erläutern.

Beispiel: "Discusses the methodology of animal experiments..."
"Reviews research on ..."

B. Quellen: Informationsquellen sind zu spezifizieren (z.B. Eigene Forschungsergebnisse, Literaturveröffentlichungen, persönliche Mitteilungen).

C. Diskussion: Bericht über Schlußfolgerungen aus den untersuchten Quellen bzw. vorgeschlagene Anwendungen.

Abstracts von Übersichtsartikeln sollen zwischen 75 und maximal 100 Worte enthalten

BENENNUNG DER FEHLER	TEXT	KORREKTUR-ZEICHEN
überflüssiges Wort	Um zu vermeiden, daß nicht Mißver-	
überflüssiger Buchstabe	ständniisse zwischen den Autoren und der	
Komma fehlt	Druckerei auftreten bitten wir, von den	n,
Buchstaben aus anderer Schrift	üblichen Korrekturzeichen Gebrauch zu	br
Andere Schrift	machen. Verbesserungen der Autoren in-	kursiv
	nerhalb der Fahnen bzw. des Umbruchs	
Ausschluß fehlt	könnendann bei der Druckerei ohne er-	
fehlender Buchstabe	neute Nachfage einwandfrei durchgeführt	fr
	werden.	
kein Absatz	Für den Fall, daß einige Autoren unseres	
kein Einzug	Verlages mit diesen üblichen Korrektur-	
auf den Kopf gestellter Buchstabe	zeichen nicht vertraut sind, möchten wir	t
Ausgelassenes Wort	sie durch die Beigabe Korrektur-Schemas	dieses
falsche Wortfolge Absatz	bekanntmachen ihnen mit. In diesem Zu-	1 2 3
Beschädigter Buchstabe	sammenhang gestatten wir uns, auf unsere	n
	redaktionellen Richtlinien für die Ab-	
verkehrt stehender Buchstabe	fassung von Manuskripten hinzuweisen,	k
umstellen	besonders den auf Abschnitt 3: Auszeich-	
	nungshinweise im Manuskript. Diese Hin-	
zusammenrücken	weise sollten unbedingt beachtet werden.	
sperren	Die Nichtbeachtung führt zu erheblichen	sperren
hochgekommener Ausschluß	Mehrkosten, da jede Verbesserung in der	#
nicht sperren	Korrektur den Neusatz der ganzen Z e i l e	nicht sperren
	notwendig macht.	
Einzug fehlt	Bitte beachten Sie auch, daß Seiten- und	
Zusammensetzen	Abbildungs hinweise, die in den Fahnen	
auflösen	vorerst blockiert werden (vergleiche S. ■),	37
Blockade	bei vorliegendem Umbruch, wie aus ■■■	dem
Zeilendurchschuß zu groß	Klammerbeispiel zu ersehen ist, aufgelöst	
Zeilendurchschuß zu gering	werden müssen.	

Zur Entwicklung und Funktion der Lendenwirbelsäule bei der Panzerspitzmaus *Scutisorex somereni* (Thomas, 1910)

Von A. A. Ahmed und M. Klima

Zentrum der Morphologie, Universitätsklinik Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 25. 4. 1977

Die Lendenwirbelsäule der afrikanischen Panzerspitzmaus ist ganz eigenartig aufgebaut. Sie ist enorm lang; sie besteht aus insgesamt 11 Wirbeln. Alle Wirbel sind außerordentlich groß. Die lateralen Teile der Wirbelbögen sind zu breiten knöchernen Platten umgewandelt worden, an deren Oberfläche sich kleine, regelmäßig angeordnete Fortsätze befinden. Durch diese Fortsätze sind die benachbarten Wirbel wie Zahnräder miteinander verbunden. So wird die Lendenwirbelsäule zu einem kräftigen festen Stab, der dennoch eine, für die Bewegung nötige Elastizität besitzt.

Wie Lang und Chapin (nach Allen 1917) berichten, glaubten die Angehörigen des Stammes Mangbetu, daß die Panzerspitzmaus magische Kräfte besitze, und daß ein Talisman von ihr gegen Verletzungen schütze. Sie nützten mit großer Begeisterung jede Gelegenheit aus, um die Widerstandskraft der Panzerspitzmaus gegen Belastung und Druck vorzuführen. „Nach dem üblichen Tumult verschiedener Beschwörungen stellte sich ein voll ausgewachsener Mann von etwa 70 kg barfuß auf die Spitzmaus und versuchte, die ganze Zeit sein Gewicht auf einem Fuß auszubalancieren. Dabei stieß er für einige Minuten fortgesetzt Schreie aus. Das arme Tier meinte mit Sicherheit, seinem Ende entgegenzusehen. Aber sobald ihr Peiniger von ihr heruntersprang, entkam die Spitzmaus nach einigen zitternden Bewegungen unversehrt. Die Widerstandsfähigkeit der Wirbelsäule zusammen mit der starken konvexen Krümmung hinter der Schulter bewahren offensichtlich das Herz und andere innere Organe davor, zerquetscht zu werden." Es ist ganz gut möglich, daß vielleicht auch andere kleine Säugetiere solch eine Behandlung ohne Schaden überleben würden. Aber abgesehen davon, besitzt die Panzerspitzmaus tatsächlich eine außergewöhnlich starke Wirbelsäule, die so eigenartig ist, daß man dafür unter den Säugetieren kein ähnliches Beispiel findet.

Es gibt keine ähnliche Struktur bei den Säugetieren, und es gibt auch keine Form unter den Spitzmäusen, die uns irgendeinen Anhaltspunkt für die Entstehung dieser einzigartigen Wirbelsäule liefern könnte. Über ihre Funktion und Bedeutung konnte man nur Vermutungen anstellen. Völlig unbekannt war bis jetzt die embryonale Entwicklung. Wir hatten die Gelegenheit, eine Reihe von *Scutisorex*-Embryonen zu untersuchen. Bei einigen Entwicklungsstadien war es möglich, die Morphogenese der Wirbelsäule ganz exakt zu beobachten.

Material und Methode

Für unsere embryologischen Untersuchungen standen insgesamt 12 Schnittserien von Embryonen der Art *Scutisorex somereni* (Thomas, 1910) zur Verfügung. Die Embryonen wurden entweder sagittal oder transversal geschnitten, die Dicke der Schnitte beträgt 10 μ. Es wurde die Azan-Färbung angewendet. Als Vergleichstiere standen uns Embryonen der Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) zur Verfügung. Von zwei *Scutisorex*- und einem *Neomys*-Embryonen bauten wir plastische Modelle der Lendenwirbelanlagen.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 1—17

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Es wurden außerdem noch die Wirbel der erwachsenen Exemplare von *Scutisorex* und *Neomys* miteinander verglichen, und zwar die des mittleren Abschnittes der Lendenwirbelsäule, L 6 von *Scutisorex* und L 4 von *Neomys*. Gleichzeitig wurden zum Vergleich die Lendenwirbel des Menschen herangezogen. Die Flächen wurden mit Hilfe von Haff-Kompensations-Polar-Planimeter Nr. 317 E gemessen.

Sämtliche Angaben zu dem verwendeten Material und zu den Modellen sind in den Materiallisten (Tabelle 1 bis 3) zusammengestellt.

Tabelle 1

Materialliste der Skelete von adulten Tieren

Nr.	Art	Sex.	Skeletteile	Herkunft	Sammlung
1	*Scutisorex somereni*		Rumpfskelet ohne Schädel u. Extremitäten	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
2	*Neomys anomalus*		Ein komplettes Skelett	Reiskirchen b. Gießen	S. ECKARDT, Frankfurt/M.

Tabelle 2

Materialliste der Schnittserien von Embryonen

Nr.	Art	Kennziffer	SSL in mm	Schnittrichtung	Herkunft	Sammlung
3	*Scutisorex somereni*	MK 41	5,0	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
4	*Scutisorex somereni*	MK 40	6,2	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
5	*Scutisorex somereni*	MK 43	23	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
6	*Scutisorex somereni*	MK 42	24	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
7	*Scutisorex somereni*	MK 45	25	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
8	*Scutisorex somereni*	MK 44	29	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
9	*Scutisorex somereni*	MK 46	32	sagittal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
10	*Scutisorex somereni*	MK 47	32	transversal	Irangi/Kivu (Dr. F. DIETERLEN)	Zentrum der Morphologie Frankfurt/M.
11	*Neomys fodiens*	342 a	18 (?)	transversal	Neusiedel	Prof. Starck Frankfurt/M.
12	*Neomys fodiens*	342 b	20 (?)	transversal	Neusiedel	Prof. Starck Frankfurt/M.

Tabelle 3

Liste der Modelle

Nr.	Art	Kennziffer	SSL in mm	Modell	Vergrößerung
13	*Scutisorex somereni*	MK 43	23	L 5-, L 6- und L 7-Wirbel transversal	50-fach
14	*Scutisorex somereni*	MK 46	32	L 6-Wirbel die linke Hälfte sagittal	50-fach
15	*Neomys fodiens*	342 b	20	L 3-, L 4- und L 5-Wirbel, transversal	50-fach

Befunde

Morphologie der Lendenwirbelsäule bei den erwachsenen Exemplaren

Die Anzahl der Wirbel variiert bei den verschiedenen Familien der Säugetiere und innerhalb derselben sehr stark. Es werden durchschnittlich 6 bis 7 Lendenwirbel gezählt, bei vielen Säugetieren ist jedoch ihre Anzahl niedriger. Die Gesamtzahl der präsakralen Wirbel der Säugetiere liegt ursprünglich bei 26, im Gegensatz zu anderen Vertebraten besteht jedoch die Tendenz, diese Zahl herabzusetzen (Kämpfe—Kittel—Klapperstück 1970). Daran gemessen ist die Zahl der Wirbel bei *Scutisorex* enorm hoch. An dem Skelet, das uns zur Verfügung stand, konnten wir 11 Lendenwirbel und insgesamt 32 präsakrale Wirbel feststellen. Diese Zahlen entsprechen den Angaben von Allen (1917). Die Wirbelsäule von *Neomys* besteht dagegen nur aus 6 Lendenwirbeln und insgesamt 26 präsakralen Wirbeln. Beim Menschen sind es in der Regel 5 Lendenwirbel und insgesamt 24 präsakrale Wirbel.

Die außergewöhnlich lange Wirbelsäule von *Scutisorex* wird bei der normalen Körperhaltung bei lebenden Tieren im Sinne einer Kyphose sehr stark gebogen (Kingdon 1974). Diese Kyphose bestimmt auch die ganze Körperform des Tieres (Abb. 1). An dem Skelet, das uns zur Verfügung stand, konnten wir jedoch diese Krümmung nicht feststellen, was offensichtlich auf die Präparationstechnik zurückzuführen ist. Die Lendenwirbelsäule bildet einen sehr starken, ziemlich gerade verlaufenden Stab mit leichter Krümmung in der Übergangszone zum Thorax (Abb. 2).

Die Form der Lendenwirbel von *Scutisorex* ist bemerkenswert. Abb. 3 zeigt den Vergleich mit den typisch ausgebildeten Lendenwirbeln der Säugetiere am Beispiel des Menschen, der Sumpfspitzmaus und der Panzerspitzmaus. Die Zentren (Corpus vertebrae) der Lendenwirbel von *Scutisorex* sind relativ klein. Auch der dorsale Teil des Neuralbogens (Arcus vertebrae) und der aus ihm ragende Dornfortsatz (Proc. spinosus) weichen in ihrer Form und Größenordnung nicht sehr weit von den Verhältnissen bei den übrigen Säugetieren ab. Sehr stark umgewandelt sind die lateralen Teile des Wirbelbogens. Sie bilden massive Knochenplatten, die sich weit in laterale, dorsale und ventrale Richtung erstrecken. Man kann zwei voneinander getrennte Abschnitte dieser Platten unterscheiden. Der nach dorsal gerichtete Abschnitt (Pars dorsolateralis) entspricht im Grunde einem stark vergrößerten Bereich der Gelenkfortsätze, Zygapophysen (Procc. articulares). Die eigentlichen Gelenkfortsätze, die Prezygapophysen (Procc. articulares sup.) und die Postzygapophysen (Procc. articulares inf.) sind jedoch nur auf den basalen Teil dieses dorsolateralen Abschnittes beschränkt und verhältnismäßig klein. Der Proc. accessorius läßt sich nicht erkennen.

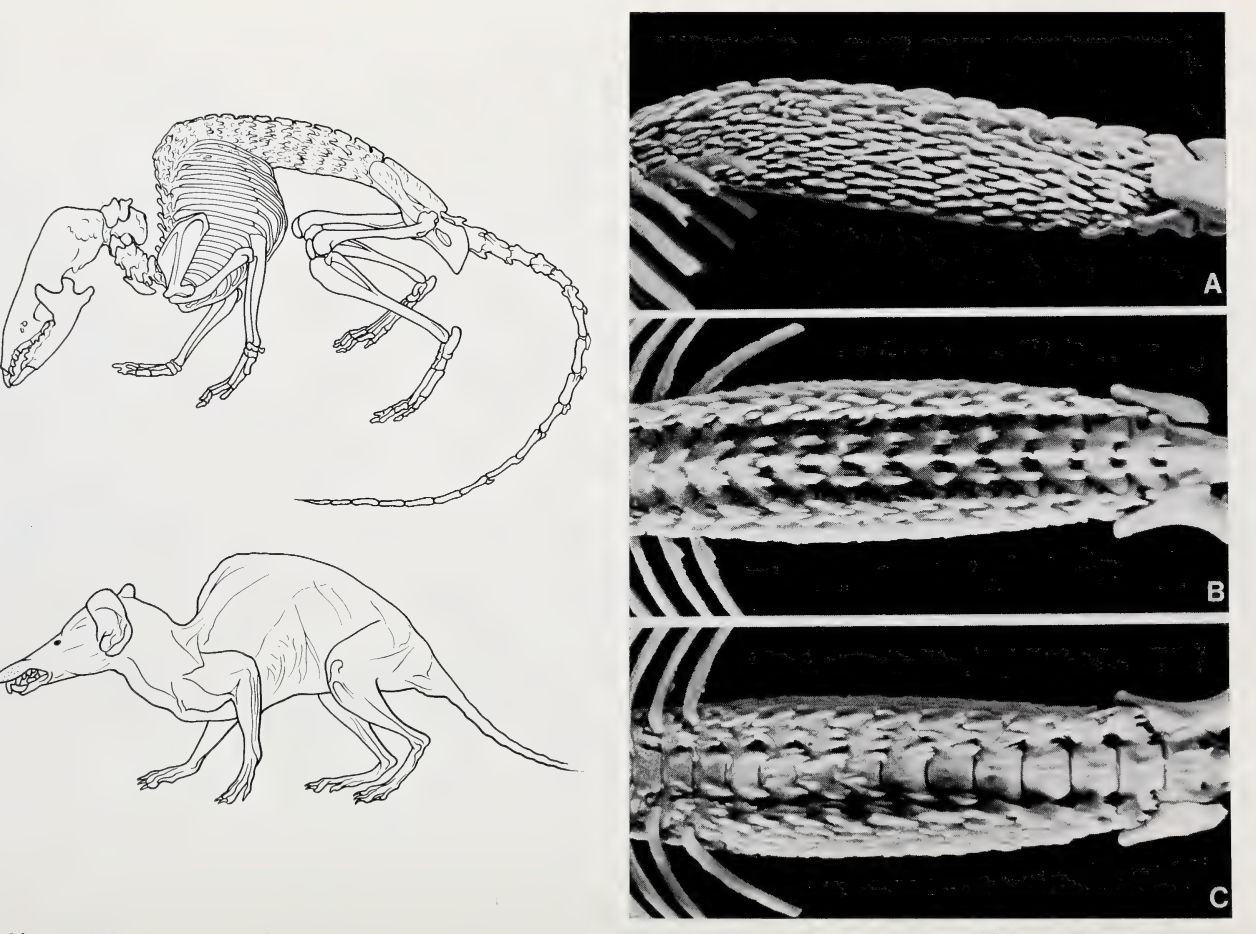


Abb. 1. Skelet und Körperform von *Scutisorex* in natürlicher Lage; Umrißzeichnungen nach den Abbildungen von KINGDON (1974). — *Abb. 2. Scutisorex somereni* (Materialliste Tab. 1, Nr. 1). Lumbalwirbelsäule von lateral (A), dorsal (B) und ventral (C)

Der nach ventral gerichtete Abschnitt (Pars ventrolateralis) nimmt den Platz des Rippenfortsatzes (Proc. costarius) ein. Dieser ventrolaterale Abschnitt ist besonders groß.

Die beiden erwähnten Abschnitte des Wirbelbogens, die Pars dorsolateralis und die Pars ventrolateralis, bilden eine zusammenhängende Struktur. Das Relief der kranialen wie auch der kaudalen Fläche ist von kleinen Höckerchen (Tubercula) gebildet. Der breite laterale Rand endet mit feinen Fortsätzen, die als „tooth-like processes" (SCHULTE 1917), „interlocking spines" (ALLEN 1917) oder einfach „spines" (WALKER 1964) bezeichnet werden; wir nennen sie Bälkchen (Trabeculae). Die Längsachse dieser Bälkchen verläuft in der kraniokaudalen Richtung, die Spitzen der Bälkchen ragen über die Ränder des eigenen Wirbels und schieben sich zwischen die Bälkchenspitzen des benachbarten Wirbels. Die Zahl der Bälkchenspitzen variiert bei dem von uns untersuchten Material zwischen 8 bis 13. In der Regel ist die Zahl der nach vorne gerichteten Bälkchenspitzen höher als die der nach hinten gerichteten. Die meisten Bälkchen gabeln sich nach vorne in zwei Äste (Abb. 3 und 4).

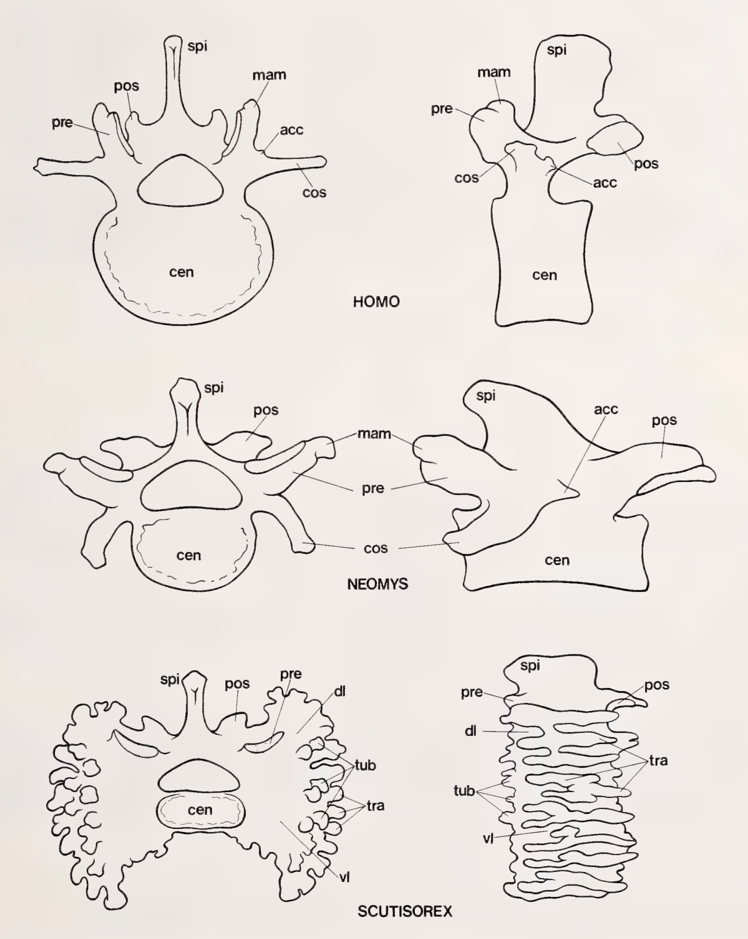


Abb. 3. Grundbauplan eines Lendenwirbels von *Homo, Neomys* und *Scutisorex,* links von kranial, rechts von lateral gesehen. Vergleich und Beschriftung der wichtigsten Teile: acc = *Proc. accessorius;* cen = Centrum o. *Corpus vertrebrae;* cos = *Proc. costarius;* dl = *Pars dorsolateralis;* mam = *Proc. mamillaris;* pos = Postzygapophyse o. *Proc. articularis inferior;* pre = Prezygapophyse o. *Proc. articularis superior;* spi = *Proc. spinosus;* tra = Trabeculae; tub = Tubercula; vl = *Pars ventrolateralis*

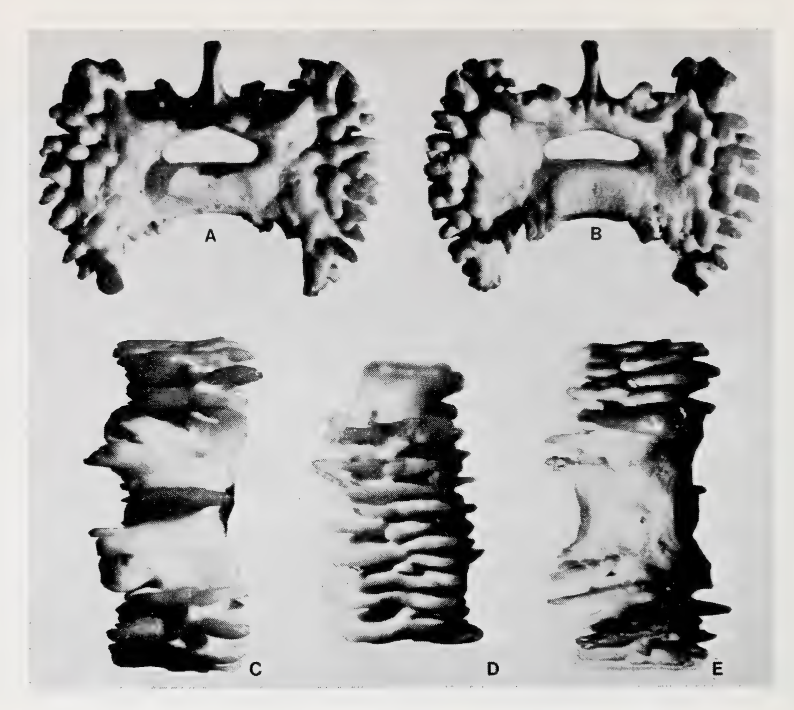


Abb. 4. Lendenwirbel L 6 von *Scutisorex somereni* (Materialliste Tab. 1, Nr. 1) in der Ansicht von kranial (A), kaudal (B), dorsal (C), lateral (D) und ventral (E). Die rechte Seite der Abbildungen C, D und E zeigt nach kranial

Die Bälkchen der benachbarten Wirbel sind miteinander durch Muskelfaserbündel verbunden, was wir vor allem in Schnittpräparaten von Embryonen gut beobachten konnten. Es handelt sich offensichtlich um Muskelzüge des lateralen Traktes der autochthonen Rückenmuskulatur. SCHULTE (1917) vermutete, daß sie dem Musculus iliocostalis zugehören. Wir sind jedoch der Meinung, daß sie eher den Musculi intertransversarii mediales lumborum und den Musculi intertransversarii laterales lumborum entsprechen.

Auf der dorsalen Seite, in der Rinne zwischen dem Proc. spinosus und der Pars dorsolateralis des Wirbelbogens, liegt der mediale Trakt der autochthonen Rückenmuskulatur. Die ventrale Rinne wird von dem Musculus psoas major und minor und von dem Musculus quadratus lumborum ausgefüllt, was auch SCHULTE feststellen konnte. Eine exakte myologische Untersuchung steht bis jetzt aus.

Tabelle 4

Vergleich der relativen Größenverhältnisse der Lendenwirbel beim Menschen, bei der Sumpfspitzmaus und bei der Panzerspitzmaus

Als Bezugsgröße dient die Fläche des Foramen vertebrale (= 100 %)

Lendenwirbel	Fläche des Foramen vertebrale	Wirbeloberfläche in der kranio-kaudalen Projektion	Vergrößerungsfaktor
Homo L 3	100 %	973,44 %	10
Neomys L 4	100 %	683,10 %	7
Scutisorex L 6	100 %	2188,89 %	22

Wenn man die Proportionen eines Lendenwirbels beim Menschen, bei der Sumpfspitzmaus und bei der Panzerspitzmaus miteinander vergleicht, sieht man deutlich, wie außergewöhnlich groß die knöcherne Masse des Wirbels der Panzerspitzmaus (Abb. 3) ist. Wir haben versucht, diese relativen Größenverhältnisse etwas genauer auszudrücken, indem wir die gesamte knöcherne Fläche eines Wirbels in der kraniokaudalen Projektion mit der Fläche des Foramen vertebrale verglichen. Dieser Vergleich zeigte, daß die knöchernen Teile eines Lendenwirbels bei der Panzerspitzmaus 22mal größer sind als die Fläche des Foramen vertebrale, bei der Sumpfspitzmaus dagegen nur 7mal und beim Menschen nur 10mal (Tab. 4).

Entwicklung der Lendenwirbelsäule bei den Embryonen

Bei den jüngsten Embryonen 5,0 und 6,2 mm SSL, die uns zur Verfügung standen, handelt es sich um ein viel zu junges Stadium, um Genaueres über die Morphogenese des Wirbels zu erfahren. Erst bei späteren Embryonen konnten wir die Morphogenese der Wirbel, insbesondere der Wirbelbögen beobachten.

Nach Töndury (1958) entstehen die Wirbelbögen aus den Procc. dorsales oder neurales des primitiven Wirbels und enden ursprünglich frei im Bindegewebe seitlich vom Rückenmark. Diesem Stadium entsprechen in unserem Material die *Scutisorex*-Embryonen von 23 bis 25 mm SSL und die *Neomys*-Embryonen von 20 mm SSL (Abb. 5 bis 7). Der Entwicklungsmodus bei *Neomys* ist mit dem des Menschen zu vergleichen. Die Wirbelanlage besteht aus einem großen Wirbelkörper, aus dem in der Richtung nach lateral und dorsal zwei schmale Äste der Wirbelbogenanlage herausragen. Sie greifen um das Rückenmark herum, bleiben aber dorsal noch offen. Sie sind schräg nach kaudal gerichtet. Aus jedem Wirbelbogenast erheben sich seitlich zwei Erhöhungen. Eine liegt ventral und stellt offensichtlich die Anlage des künftigen Proc. costarius dar. Die zweite liegt dorsal, ist in zwei Höckerchen, einen vor-

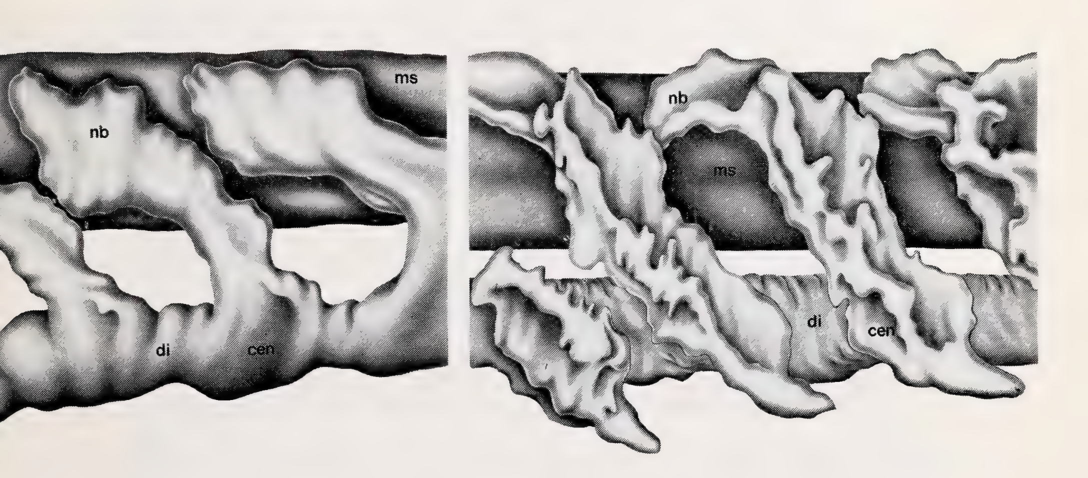


Abb. 5. Modelle der Wirbelsäulenanlage der Embryonen von *Neomys fodiens*, 20 mm?, SSL (links) und von *Scutisorex somereni*, 23 mm SSL (rechts). Beide Modelle in Ansicht von lateral, die rechte Seite blickt nach kranial. Es sind bei der *Neomys* die Lendenwirbel L 3 bis L 5, bei der *Scutisorex* die L 5 bis L 7 abgebildet. Die Centren (cen) und die Zwischenwirbelscheiben (di) bilden einen noch ziemlich einheitlichen Stab. Die paarigen Anlagen der Neuralbogen (nb) sind noch nicht miteinander verbunden, sie enden frei seitlich vom Rückenmark (ms) und zeigen dabei weit nach kaudal (Materialliste Tab. 3, Nr. 14 und 16).

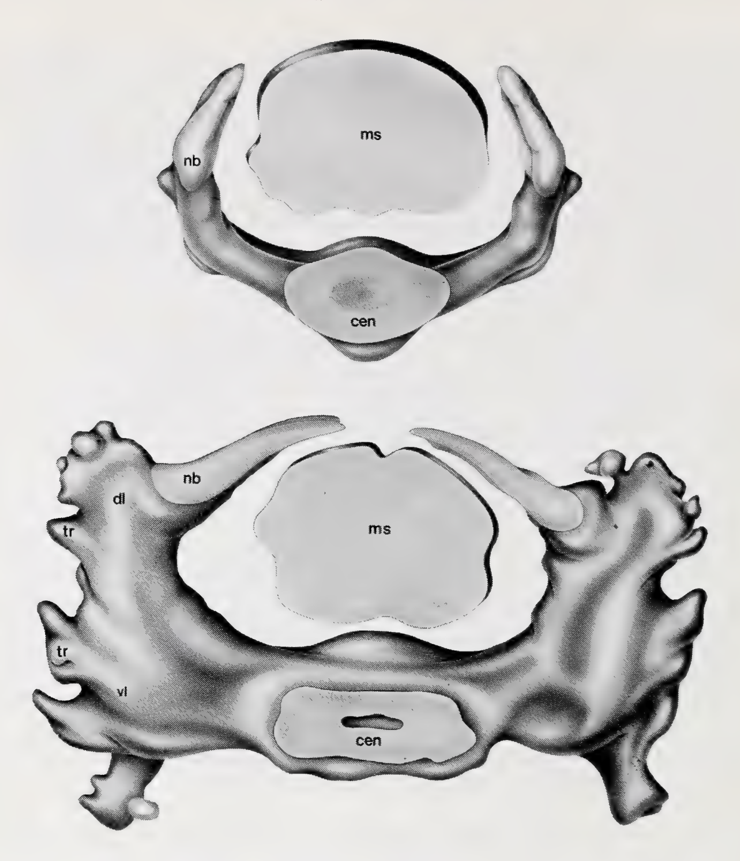


Abb. 6. Modelle der Lendenwirbelanlage der Embryonen von *Neomys fodiens,* 20 mm? SSL (oben) und von *Scutisorex somereni,* 23 mm SSL (unten). Beide Modelle in Ansicht von kaudal. Es handelt sich bei der *Neomys* um den L 4-Wirbel, bei der *Scutisorex* um den L 6-Wirbel. Die paarigen Anlagen der Neuralbogen (nb) sind noch nicht miteinander verbunden. Beachte die großen Anlagen der Pars lateralis (dl und vl) mit der Andeutung der Bälkchen (tr) bei der *Scutisorex* (Materialliste Tab. 3, Nr. 14 und 16)

deren und einen hinteren, unterteilt und entspricht offenbar den künftigen Zygapophysen.

Der *Scutisorex*-Embryo von 23 mm SSL, von dem wir ein Modell gebaut haben, ist etwa mit den eben genannten *Neomys*-Embryonen vergleichbar. Die Wirbelbogenanlagen reichen zwar etwas weiter nach dorsal um das Rückenmark herum als das bei den *Neomys*-Embryonen der Fall ist, aber auch sie bleiben noch geöffnet. Die Wirbelkörperanlage ist groß und breit, noch breiter aber sind die basalen Teile der Anlage der Wirbelbögen (Abb. 6). Schon in diesem frühen Entwicklungsstadium bilden die Wirbelbögen breite massive Platten, die links und rechts seitlich vom Wirbelkörper und vom Rückenmark liegen. Ähnlich wie bei den *Neomys*-Embryonen lassen sich auch bei *Scutisorex*-Embryonen in diesen seitlichen Teilen der Wirbelbögen deutlich zwei Erhebungen unterscheiden. Diese Erhebungen sind bei *Scutisorex*-Embryonen von besonders großen Gewebsmassen gebildet. Man kann eine größere Pars ventrolateralis und eine kleinere Pars dorsolateralis unterscheiden. Allem Anschein nach ist in der großen Pars ventrolateralis das Material des Proc. costarius enthalten, die Pars dorsolateralis entspricht offensichtlich dem Teil des Wirbelbogens,

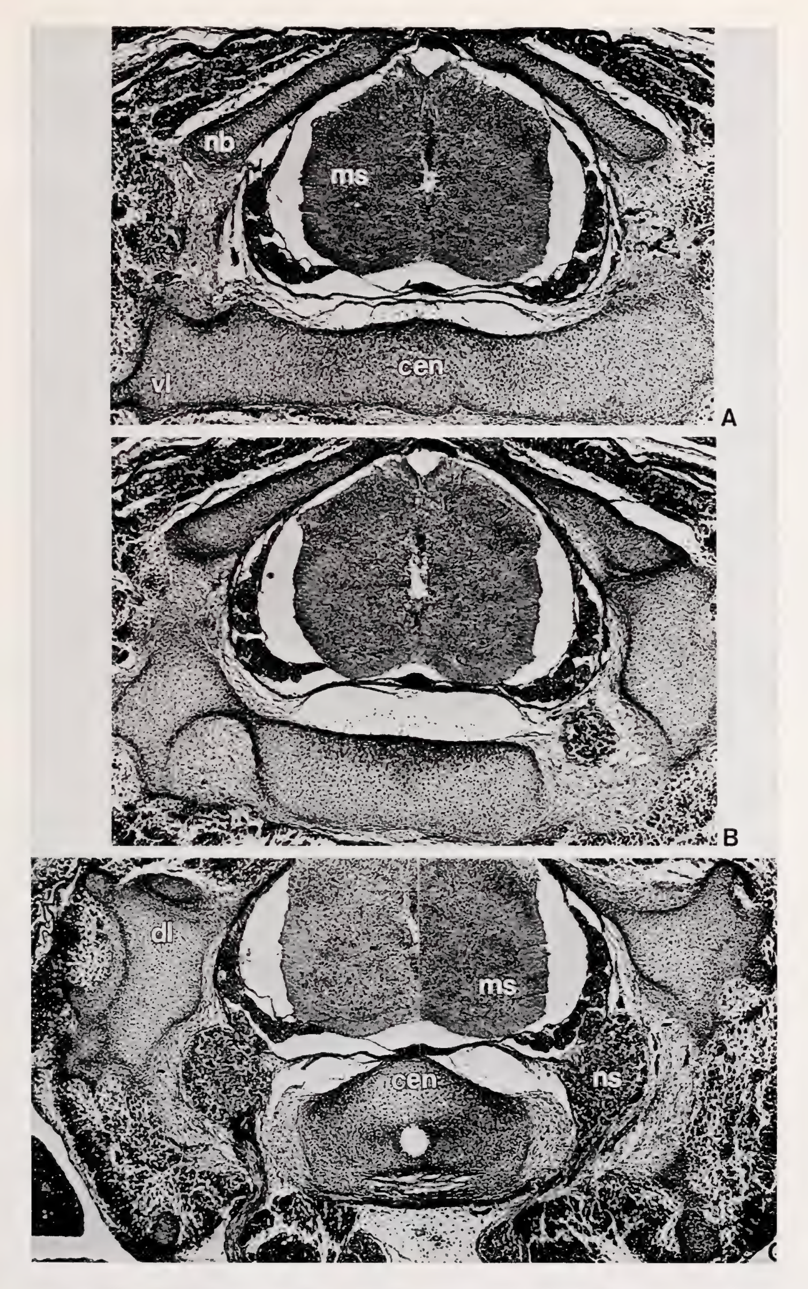


Abb. 7. Scutisorex somereni, Embryo, 23 mm SSL (Materialliste Tab. 2, Nr. 5). Querschnitte durch die Anlage des Lendenwirbels L 6 in verschiedener Höhe

aus dem sich unter anderem die Zygapophysen entwickeln. Die dorsalen Enden der Wirbelbögen sind dagegen sehr schmal; sie legen sich von dorsal her an das Rückenmark an, wobei sie schräg nach hinten gerichtet sind, ähnlich wie bei den *Neomys*-Embryonen. Das Relief der lateralen Teile der Wirbelbögen ist vielfach gegliedert.

In der Randzone sieht man zahlreiche Vorsprünge, die ihrer Form und Anordnung nach den Anlagen der künftigen Bälkchen entsprechen.

Die ganze Wirbelanlage besteht bei den *Scutisorex*-Embryonen wie auch bei den *Neomys*-Embryonen aus jungem Knorpelgewebe. Es sind noch keine Knochenkerne vorhanden.

Im Laufe der weiteren Entwicklung verschmelzen die beiden Wirbelbogenäste dorsal in der Medianlinie zu einem geschlossenen Wirbelbogen. Dieser Entwicklungsstufe entsprachen in unserem Material die ältesten Embryonen von *Scutisorex* von 29 und 32 mm SSL (Abb. 8 bis 10).

Wie das Modell des 6. Lendenwirbels (Abb. 8 und 9) zeigt, haben die lateralen Platten der Wirbelbögen an Größe sehr stark zugenommen. Besonders die Pars ventrolateralis ist sehr stark angewachsen, und zwar nicht nur in der lateralen Richtung, sondern sie reicht auch sehr stark nach ventral. Die Pars dorsolateralis ist dagegen nicht so groß. Die beiden sind voneinander durch einen breiten Einschnitt getrennt. Die Grenze der Pars ventrolateralis in der Richtung nach medial zum Wirbelkörper wird ebenfalls durch einen tiefen Einschnitt gebildet. Der Wirbelkörper im Vergleich zu den mächtigen Platten der Wirbelbögen wirkt relativ klein. Der dorsale Abschnitt des Wirbelbogens, dessen beide laterale Äste in der medianen Linie verschmelzen, ist stark nach kaudal gebogen. Die lateralen Äste des Wirbelbogens sind nicht mehr nach dorsokaudal gerichtet wie bei dem früheren Stadium, sondern sie stehen senkrecht zu der Längsachse der Wirbelsäule. Am Relief der Wirbelbogenplatten, besonders auf dem breiten, seitlichen Rand, kann man deutlich die Anlagen der Tubercula und Trabeculae erkennen, die dann bei den Erwachsenen die gleiche Stelle und Form einnehmen. Besonders deutlich sieht man diese Anlagen aus lateraler Richtung

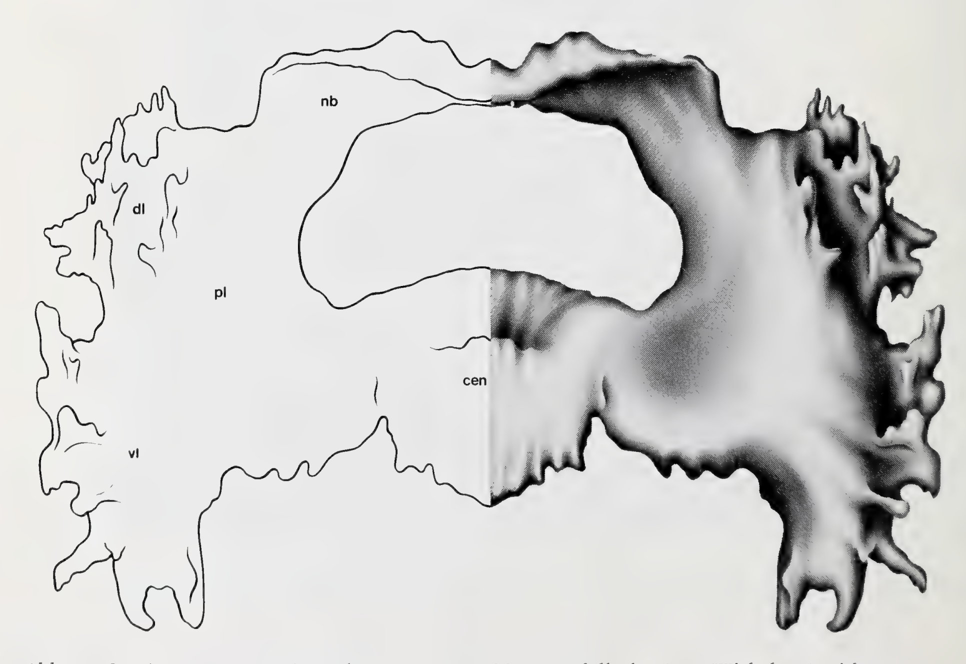


Abb. 8. Scutisorex somereni, Embryo, 32 mm SSL. Modell des L 6-Wirbels, Ansicht von kaudal. In diesem Stadium sind die paarigen Anlagen des Neuralbogens (nb) in der Medianebene schon verschmolzen. Beachte die besonders stark entwickelte Pars lateralis (pl) des Wirbels, die sich deutlich in einen dorsolateralen (dl) und in einen ventrolateralen (vl) Abschnitt gliedern läßt (Materialliste Tab. 3, Nr. 15)

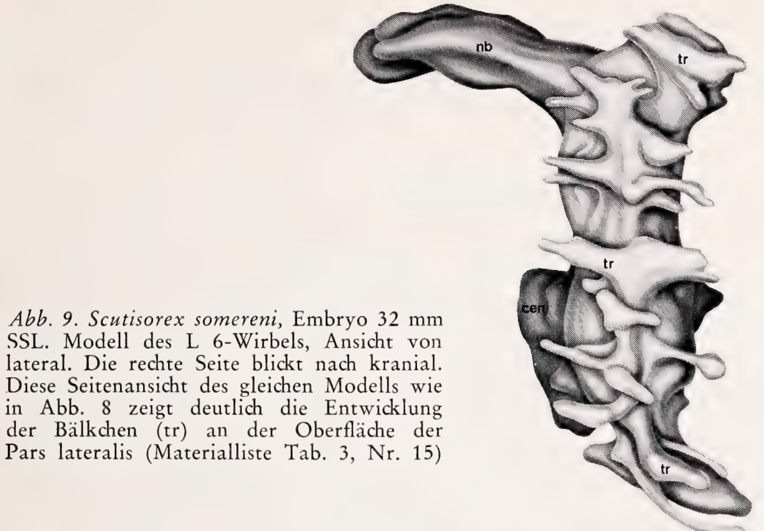


Abb. 9. Scutisorex somereni, Embryo 32 mm SSL. Modell des L 6-Wirbels, Ansicht von lateral. Die rechte Seite blickt nach kranial. Diese Seitenansicht des gleichen Modells wie in Abb. 8 zeigt deutlich die Entwicklung der Bälkchen (tr) an der Oberfläche der Pars lateralis (Materialliste Tab. 3, Nr. 15)

(Abb. 9). Die Bälkchen (Trabeculae) sind etwa in der gleichen Anzahl wie bei den Erwachsenen vorhanden, und sie zeigen auch denselben Verlauf. Sie verlaufen in der Richtung der Längsachse der Wirbelsäule und ihre Spitzen ragen schon in diesem frühen Stadium sehr weit kranial oder kaudal aus der Ebene des Wirbelbogens.

Die ganze Wirbelanlage besteht aus einem reifen Knorpel, der nicht nur die großen basalen Teile des Wirbels bildet, sondern auch in den ganz feinen Einzelheiten des Oberflächenreliefs anzutreffen ist. Wie Abbildung 10 zeigt, sind auch die letzten Ausläufer der Bälkchen chondral präformiert. In diesem Stadium kann man das erste Zeichen der beginnenden Ossifikation beobachten. Ein unpaarer Blasenknorpelkern befindet sich in der Mitte des Wirbelkörpers. Paarig ausgebildete Ossifikationskerne



Abb. 10. Scutisorex somereni. Bälkchen (Trabeculae) von zwei aufeinanderfolgenden Lendenwirbeln beim erwachsenen Tier (Materialliste I, N. 1) im Vergleich mit den Bälkchen eines Embryos (Materialliste Tab. 2, Nr. 9) im Sagittalschnitt. Beachte die Muskelfasern zwischen den Bälkchen

liegen in den basalen Teilen der Wirbelbögen nahe an ihrem medialen Rand. Um diese paarigen Wirbelbogenkerne herum liegt eine dünne perichondrale Knochenmanschette, die den gleichen Ossifikationsmodus zeigt wie bei den Diaphysen der Röhrenknochen. Diese Ossifikationsvorgänge im Wirbelbogen stimmen mit den Angaben von Töndury (1940), Larcher (1947) und Schiedt (1955) überein.

Diskussion

Die Vermehrung der Wirbelzahl und die Verlängerung der Lendenwirbelsäule

Betrachtet man die überlange Lendenwirbelsäule und die besondere Form der Wirbel von *Scutisorex*, drängt sich automatisch die Frage nach dem Sinn einer solchen Einrichtung auf. Man möchte wissen, welche Funktion dieses einmalige Skeletteil hat und ob dies als eine besondere Adaptation der Panzerspitzmaus zu werten ist.

Allen (1917) und Schulte (1917), die als erste über die Wirbelsäule der Panzerspitzmaus berichtet haben, sind in diesem Punkt zu keinem Ergebnis gekommen. Sie waren zwar in der Lage, ihre anatomischen Befunde mit einigen Feldbetrachtungen in Zusammenhang zu bringen, sie fanden jedoch keine plausible Erklärung. Nach der Meinung von Allen kann man die Funktion oder den Zweck nur durch ein fundiertes Wissen über die Lebensgewohnheiten des Tieres ermitteln.

In den wenigen Standardwerken, die die Panzerspitzmaus überhaupt erwähnen (Walker 1964; Herter 1967; Lessertiseur u. Saban 1967), steht zu dieser Frage so gut wie nichts. In den meisten vergleichend-anatomischen Handbüchern (Ihle-Kampen-Nierstrasz-Versluys 1927; Weber 1927; Böker 1935; Remane 1936; Romer 1956; Kämpfe-Kittel-Klapperstück 1970) wird die Panzerspitzmaus nicht einmal erwähnt.

Heim de Balsac und Lamotte (1957) erwähnen im Zusammenhang mit der vergrößerten Wirbelsäule der Panzerspitzmaus die Perückenböcke der Cervidae, deren abnorme Geweihbildung auf Hodenverletzungen und damit auf Störungen des normalen Hormonspiegels zurückzuführen sind. Sie schreiben: «Cette hyperostose relève selon toute vraisemblance de'une mutation portant sur les glandes endocrines et qui a modifié le métabolisme pohosphocalcique tel qu'il se presente normalent chez les autres Soricidae.»

Anhand der Abbildungen von Allen (1917) ordnet Kaiser (1970) die verdickten Wirbel von *Scutisorex* zu den sog. Pseudopachyostosen, die er als „artliche Knochenverdickung ohne artliche Sklerotisierung" charakterisiert. Er schafft für diese Erscheinung sogar eine besondere Kategorie „Pseudopachystose vom Typ *Scutisorex:* Eigenartige Versteifung und Umbildung der Wirbelsäule", ohne sich jedoch über die morphologische oder funktionelle Bedeutung dieser Erscheinung näher zu äußern.

Erst Kingdon (1974) unternahm den undankbaren Versuch, diese Frage durch die Untersuchung der Biologie des Tieres zu klären. Bei aller Achtung vor der Originalität und der Menge seiner Beobachtungen können wir uns jedoch seinen Schlußfolgerungen nicht anschließen. Kingdon schreibt wörtlich: "I believe that the explanation for the peculiar backbone of *Scutisorex* is to be found in the need for a swampdwelling animal to get its body well clear of the ground." Dies scheint eine zu simple teleologische Erklärung zu sein. Man kann sich kaum vorstellen, daß die Tendenz des Tieres, den Körper in der entsprechenden Höhe über dem nassen Boden zu halten, der einzige ausschlaggebende Faktor für die Entstehung solch einer gravierenden morphologischen Abweichung von der Norm sein sollte. Außerdem bewohnen zahlreiche Säugetiere ein sumpfiges Milieu, ohne dabei ähnliche Strukturen entwickelt zu haben. Unseres Erachtens muß man Schulte (1917) zustimmen, der

schreibt, daß ". . . the absence of analogous modifications in members of other orders of similar habitus gives little ground for designating them as adaptations".

Im übrigen ist die Vorliebe der Panzerspitzmaus für sumpfige Gebiete nicht eindeutig bestätigt worden. DIETERLEN und HEIM DE BALSAC (Manuskript), die einen bemerkenswerten Beitrag über die Ökologie der Soriciden des Kivu-Gebietes geleistet haben, schreiben dazu: „*Scutisorex* ist eindeutig ein Bewohner des Primärwaldes . . . Sümpfe aber, ob mittelhoch oder montan gelegen, meidet er strikt . . . *Scutisorex* lebt nicht etwa im Felsengeröll, gegen dessen Bedrohung ihm das stabile Skelet nützlich sein soll, wie schon behauptet wurde, sondern in Urwäldern."

Wenn man schon die Frage nach der Funktion der verlängerten Lendenwirbelsäule der Panzerspitzmaus nicht befriedigend beantworten kann, dann kann man sich wenigstens den Entwicklungsmodus dieser Abweichung von der Norm einigermaßen konkret vorstellen. TÖNDURY (1968) charakterisierte die allgemeinen Verhältnisse im Lendenabschnitt der Wirbelsäule wie folgt: „Der 5. Lumbalwirbel liegt an der entwicklungsgeschichtlich unruhigsten Stelle der Wirbelsäule und zeigt häufig Angleichsformen an den 1. Sakralwirbel. In 92—95 % finden sich 24 präsakrale Wirbel, in 5—8 % beobachtet man entweder die Einbeziehung des 1. Kreuzbeinwirbels in die Lendenwirbelsäule, welche dann abnorm lang ist, oder des 5. Lendenwirbels in das Kreuzbein. Man spricht von der Lumbalisation von S 1, bzw. Sakralisation von L 5 . . . " Dies kann man sicherlich als eine allgemein geltende Regel annehmen. Änderungen im Sinne einer Lumbalisation bzw. einer Sakralisation sind bei den Säugetieren nicht selten. Einmalig ist jedoch eine Verlängerung der Lendenwirbelsäule um mehr als die doppelte Zahl der Lendenwirbel, wie das bei dem *Scutisorex* der Fall ist.

KINGDON (1974) schreibt: "The migration of the pelvis backwards is the only explanation for *Scutisorex* possessing twice as many lumbar vertebrae as other shrews." Auch SCHULTE (1917) erwähnt zuerst diese Möglichkeit und schreibt, daß die Längenzunahme des präsakralen Wirbelsäulenabschnittes im allgemeinen nur schwerlich anders erklärt werden kann als durch eine Verschiebung des Beckens in kaudaler Richtung während der Evolution der Art. Später räumt aber SCHULTE ein, daß das Verhältnis von Becken und Wirbelsäule bereits vom ersten Auftreten im Embryo an definitiv festgelegt wird, und daß die Anzahl der beteiligten Wirbel bei *Scutisorex* zu hoch ist, um sie nur durch ein Verschieben des Beckens zu erklären. Es gibt keine Übergangsformen; es gibt keinen Anhaltspunkt für eine stufenweise erfolgte Zunahme der Wirbelzahl. SCHULTE kommt zu der Schlußfolgerung, daß die Ursache für die Vermehrung der Lendenwirbelzahl in rudimentären Faktoren zu suchen ist, die entweder als eine Einzelmutation oder als eine ganze Folge von Mutationen zu verstehen sind. Wie noch weiter erläutert wird, sprechen auch unsere Befunde für diese Auffassung.

Angesichts dieser Tatsachen wirkt die Auffassung von KINGDON (1974) nicht gerade überzeugend. KINGDON geht davon aus, daß eine typische Spitzmaus einen im Vergleich zu den Beinen über das normale Maß weit auseinandergestreckten Körper und Kopf besitzt. Ein so gebauter Körper ist zwar gut dazu geeignet, durch am Boden liegende Hindernisse zu kriechen, kann jedoch nicht eine hochstehende Haltung einnehmen, wie sie für die meisten Vierfüßler normal ist. Wie schon aus einer ganz kurzen Beobachtung zu ersehen ist, lassen die Spitzmäuse ihren Körper zu Boden sinken, wenn sie sich nicht bewegen. Anders die Panzerspitzmaus. Durch die Verlagerung der Extremitäten unter den Körper ist sie in der Lage, sich hoch über dem Boden schreitend zu bewegen. Außerdem zeigt ihre Wirbelsäule eine ausgeprägte Krümmung. Bei einer normalen Körperhaltung liegt die Längsachse der Brustwirbelsäule senkrecht zum Boden in einem Winkel von 90°, so daß die hintere Thoraxapertur nach oben zeigt. Würde eine gewöhnliche Spitzmaus mit ihren in der Regel 5

oder 6 Lumbalwirbeln auf diese Weise aufrecht hingestellt, wäre sie gezwungen, entweder auf ihren Vorderfüßen zu laufen, oder eine für sie höchst ungewöhnliche Haltung einzunehmen. Auf diese veränderte Lage des Brustkorbes sollten die Vorfahren der Panzerspitzmaus mit einer Verlängerung der Lumbalwirbelsäule reagieren. Kingdon schreibt: "... the ancestors of *Scutisorex* coordinated the changing orientation of their chest with an extension of the lumbal region. This was achieved by the simple expedient of sliding the pelvis down the vertebral column."

Unserer Meinung nach kann man Kingdon in einem Punkt zustimmen. Es besteht zweifellos ein Zusammenhang zwischen der enorm langen Lendenwirbelsäule und der außergewöhnlich starken Kyphose im Brustbereich. Uns scheint jedoch die Erklärung logischer, daß die Krümmung erst als Folge und sozusagen als Ausgleich für die überlange Lendenwirbelsäule entstanden ist.

Die besondere Form der Lendenwirbel

Umstritten ist die Frage nach der Größe und nach der besonderen Form der Lendenwirbel. Eine einfache Vermehrung der Wirbelzahl ohne gleichzeitige Vergrößerung der einzelnen Wirbel und besonderer Formumkonstruktionen würde bestimmt große Probleme mit sich bringen. Eine so gebaute Wirbelsäule würde zu schwach und instabil sein. Eine logischerweise zu erwartende höhere mechanische Beanspruchung wird durch die Vergrößerung der knöchernen Teile der Wirbel und durch die Entwicklung von besonderen Fortsätzen gewährleistet. Kingdon (1974) schreibt zu diesem Problem folgendes: "A simple multiplication of vertebrae in a hypothetical ancestor of *Scutisorex* would have introduced problems of instability and structurale weakness. The solution seems to have been a general broadening and thickening of the vertebrae together with the formation of extraordinarily complex spicules along the outer margins of the lumbar vertebrae, these preclude any rotation and place some limit on movement in the lateral plane and would seem expressly designed to encourage stability and give structural strength to the spine." Unserer Meinung nach reicht aber diese Erklärung nicht völlig aus. Man kann die berechtigte Frage stellen, ob eine weniger massive und weniger aufwendige Struktur die gleiche Aufgabe genauso gut erfüllen könnte. Denn vom biomechanischen Standpunkt aus gesehen stellt die Lumbalwirbelsäule der Panzerspitzmaus eine Struktur dar, die weit über die Bedürfnisse des eigenen Körpers hinausgeht. Ein klarer Beweis dafür sind die extremen Belastungsproben, die das Tier bei den Trampeltänzen der Mobutu erleiden muß, wie wir in der Einleitung erwähnt haben.

Bei vielen Säugetieren kann man aus der charakteristischen Form der Wirbel auf die Besonderheiten der Bewegungsart schließen (Slijper 1946; Kummer 1959, 1960; Ankel 1967; Jüschke 1972). Bei *Scutisorex* konnten wir keine eindeutigen Zusammenhänge in diesem Sinne feststellen. Die Größe und Form der Lendenwirbel bei *Scutisorex* erlauben offensichtlich keine starke Biegung in diesem Abschnitt der Wirbelsäule. Die gesamte Beweglichkeit des Tieres wird aber dadurch nicht beeinträchtigt, wie aus den Beobachtungen von Kingdon (1974) an einer lebenden Panzerspitzmaus hervorgeht. Die größte Bewegungsfreiheit der Lendenwirbelsäule wird zweifellos im Sinne einer Ventralflexion möglich.

Entwicklungsmodus der Lendenwirbel in der frühen Ontogenese

Bei der Diskussion, welche bekannten Wirbelelemente sich an der Umwandlung der Lendenwirbel von *Scutisorex* beteiligen, können wir zum ersten Male gesicherte Angaben aufgrund unserer embryologischen Untersuchungen angeben. In einigen Punkten stimmen unsere Befunde mit den Ansichten von Allen (1917) und Schulte

(1917) überein. Die Deutung des Dornfortsatzes (Proc. spinosus) und der beiden Zygapophysen (Prezygapophyse und Postzygapophyse) bereitet keine Schwierigkeiten. Diese Strukturen sind mit den entsprechenden Fortsätzen bei den normal entwickelten Wirbeln bei anderen Säugetieren gut zu vergleichen.

Problematischer ist es im lateralen Bereich des Wirbels. SCHULTE spricht von einem Proc. transversus, der angeblich seitlich vom Proc. spinosus liegt. In diesem Fall kann es sich höchstens um Materialreste des rudimentären Proc. accessorius handeln. Wir konnten zwar in unserem Material keine entsprechenden Anlagen dieses Fortsatzes finden, es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß das Material des Proc. accessorius zusammen mit dem vermerkten Material der beiden Zygapophysen den großen oberen Teil der lateralen Platte des Wirbels bildet, die sogenannte Pars dorsolateralis. Die Pars ventrolateralis, die noch größer ist, bildet sich nach unseren Untersuchungen aus dem Material des Proc. costarius.

Völlig falsch sind die bisherigen Vorstellungen über den Entwicklungsmodus der Bälkchen (Trabeculae). ALLEN (1917) behält zwar recht, wenn er schreibt, daß die Bälkchen morpologisch nicht homolog mit irgendeinem der bekannten Wirbelelemente sind, er liegt jedoch falsch, wenn er sie weiter mit den Exostosen von anderen Skeletelementen vergleicht: ". . . They suggest the exostosis often present in vertebrales as a senile or pathological condition. Possibly in the present case they may be construed as a normal exostosis . . ." Auch SCHULTE (1917) vertritt im Grunde dieselbe Ansicht und vermutet in den Bälkchen ossifizierte Muskelteile oder Bänder. Er schreibt über die Bälkchen: ". . . they are not covered with cartilage but are embedded in the ligamentous tissue which surrounds the spine . . . That the spicules are the result of ossification in this tissue or in attached tendons is an assumption hard to avoid."

Unsere Untersuchungen jedoch haben völlig überraschend gezeigt, daß die Bälkchen nicht desmal ossifizieren, sondern daß sie knorpelig angelegt sind, und daß sie einen homokontinuierlichen Teil der Wirbelanlage bilden. Schon in dem Stadium, in dem der Wirbelbogen noch nicht abgeschlossen wird, zeichnen sich die Bälkchen im Relief der lateralen Wirbelbogenabschnitte ab. Im späteren Entwicklungsstadium, bei dem die Wirbelbogenäste zu einem einheitlichen Wirbelbogen geschmolzen sind, sind die Bälkchen schon ganz deutlich bis in die letzten Einzelheiten ausgebildet und bestehen aus reifem Knorpelgewebe. Nach diesem Befund können also die Bälkchen keine zusätzlichen, exostotischen, erst unter funktionellem Reiz spät in der Ontogenese entstandenen Elemente sein. Sie entstehen in der frühen Ontogenese gleichzeitig mit den übrigen Wirbelteilen als gleichwertige Elemente eines embryonalen Knorpelskeletes. Diese frühzeitige Manifestation in der Ontogenese läßt vermuten, daß nicht nur die Vermehrung der Wirbelzahl und die Vergrößerung der Wirbel, sondern auch die Entstehung aller Formbesonderheiten der Lumbalwirbel von *Scutisorex* ein Prozeß sein mußte, der sich etwa gleichzeitig und in einer relativ kurzen Zeitspanne irgendwann in der Phylogenese abgespielt hat. Man kann in diesem Prozeß kaum eine Adaptation erkennen. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß sich die modifizierte Lendenwirbelsäule der Panzerspitzmaus in irgendeiner Weise als vorteilhaft erwiesen hat, auch wenn wir nicht in der Lage sind, diesen adaptiven Vorteil zu sehen. Die Morphologie und Morphogenese der Wirbelsäule bei der weiten Verwandtschaft der afrikanischen Spitzmäuse ist so gut wie unbekannt. Vielleicht gibt es doch Formen, deren Wirbelsäule eine Übergangsform wenigstens andeuten könnte. Auch unsere Kenntnisse über die Biologie der afrikanischen Spitzmäuse sind mangelhaft. Aus diesen Gründen kann man vorerst keine gesicherte Aussage über die wahre Bedeutung dieser besonderen Formabweichung geben.

Danksagung

Herrn Dr. F. Dieterlen, Stuttgart, sind wir für freundliche Überlassung des Materials von *Scutisorex* und für anregende Diskussion zu großem Dank verpflichtet. Die *Neomys*-Embryonen stammen aus der Sammlung von Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. D. Starck, Frankfurt am Main, das *Neomys*-Skelet aus der Sammlung von Herrn S. Eckardt, Frankfurt am Main. Beiden Herren sprechen wir an dieser Stelle unseren herzlichen Dank aus, ebenso wie Herrn H. Schneeberger, Frankfurt am Main, der die Zeichnungen der Modelle anfertigte.

Zusammenfassung

Zum ersten Male wird über die Morphogenese der unter den Säugetieren einmalig gebauten Lendenwirbelsäule der Panzerspitzmaus berichtet. Die außergewöhnlich lange Lendenwirbelsäule von *Scutisorex* besteht aus 11 Wirbeln (bei den übrigen Säugetieren normalerweise aus 5 bis 6 Wirbeln). Die Bögen der ungewöhnlich großen Wirbel sind zu massiven knöchernen Platten umgewandelt. Der äußere Rand dieser Platten ist in zahlreiche schmale, in der Längsachse der Wirbelsäule verlaufende Fortsätze gegliedert. Durch diese Fortsätze sind die benachbarten Wirbel zahnradartig miteinander verbunden. Im Gegensatz zu der bis heute herrschenden Meinung, zeigten unsere Untersuchungen, daß sämtliche Knochenvorsprünge der Wirbel nicht etwa als sekundäre Exostosen entstehen, sondern, daß sie schon in den frühen embryonalen Stadien angelegt und bis in die letzten Einzelheiten deutlich knorpelig präformiert sind. Die Bedeutung dieser Befunde wird diskutiert.

Summary

The development and function of the lumbar vertebral column in the Hero Shrew Scutisorex somereni (Thomas, 1910)

The morphogenesis of the lumbar vertebral column in *Scutisorex*, which is unique among mammals, was examined for the first time. The Hero shrew has an extraordinarily long lumbar vertebral column which in contrast to other mammalia consists of 11 vertebrae (e.g. *Neomys* 6, *Homo* 5). The arches of the vertebrae, which are rather large, have been transformed into massive bony plates, especially in their lateral parts. The extraordinary proportions of the vertebrae are already clearly visible in the early embryonic stages. The differences between *Scutisorex* and the corresponding stages of *Neomys* are remarkable. The outer margin of the plate-like lumbar vertebrae is transformed into slender bony spines (trabeculae). They obviously stand for higher stability of the whole lumbar vertrebral column. In contrast to the prevailing opinion, the spines do not emerge as secondary exostoses but are preformed cartilaginously already in the early embryonic stages.

Literatur

Ahmed, A. A. (1976): Die Entwicklung der Lendenwirbelsäule bei der Panzerspitzmaus *Scutisorex somereni* (Thomas, 1910). Inaug. Diss., Frankfurt a. M.

Allen, S. A. (1917): The skeletal characters of *Scutisorex* Thomas. *Bull. Amer. Mus. Nat.* Hist. **37**, 769—784.

Ankel, F. (1967): Morphologie von Wirbelsäule und Brustkorb. Primatologia. Handbuch der Primatenkunde **4**. Basel: S. Karger.

Böker, H. (1935): Vergleichende Biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer.

Dieterlen, F.; Heim de Balsac, H.: Taxonomie und Ökologie der Soriciden des Kivu-Gebietes (Manuskript).

Heim de Balsac, H.; Lamotte, M. (1957): Évolution et phylogénie des Soricidés africains (suite et fin). Mammalia **21**, 15—49.

Herter, K. (1967): Die Insektenesser. In: Grzimeks Tierleben. Bd. 10. München: Kindler Verlag.

Ihle, J. E. W.; Kampen, P. N. van; Nierstrasz, H. F.; Versluys, J. (1927): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin: Springer Verlag.

Jüschke, S. (1972): Untersuchungen zur funktionellen Anpassung der Rückenmuskulatur und der Wirbelsäule quadrupeder Affen und Känguruhs. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **137**, 47—85.

Kaiser, H. E. (1970): Das Abnorme in der Evolution. Acta biotheoretica **17**, 1—623.

Kämpfe, L.; Kittel, R.; Klapperstück, J. (1970): Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.

KINGDON, J. (1974): East African mammals. An Atlas of Evolution in Africa. II Part A (Insectivores and Bats), 85—91. London/New York: Academic Press.
KUMMER, B. (1959): Bauprinzipien des Säugerskelettes. Stuttgart: Thieme Verlag.
KUMMER, B. (1960): Beziehungen zwischen der mechanischen Funktion und dem Bau der Wirbelsäule bei quadrupeden Säugetieren. Z. Tierzücht., Züchtgbiol. **74**, 159—167.
LARCHER, F. (1947): Beitrag zur Entwicklung der Lendenwirbelsäule beim Menschen. Med. Diss., Zürich.
LESSERTISSEUR, J.; SABAN, R. (1967): Squellette axial. In: GRASSE, Traité de Zoologie. **16**, 584—708.
REMANE, A. (1936): Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In: BOLK, GÖPPERT, KALLIUS, LUBOSCH, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Berlin und Wien.
ROMER, A. A. (1956): The vertebrate body. 3 rd. Ed. Philadelphia: W. B. Saunders Comp.
SCHIEDT, E. (1955): Beitrag zur Ossifikation der Wirbelsäule. Langenbecks Arch. Klin. Chir. **280**, 241—260.
SCHULTE, W. (1917): A Note on the Lumbar vertrebrae of *Scutisorex* Thomas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **37**, 785—792.
SLIJPER, E. J. (1946): Comparative biological-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. Kon. Ned. Akad. Wet., Verh. (Tweede sectie), **42**, 1—128.
TÖNDURY, G. (1940): Beitrag zur Kenntnis der kleinen Wirbelgelenke. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **110**, 568—575.
TÖNDURY, G. (1958): Entwicklungsgeschichte und Fehlbildungen der Wirbelsäule. Stuttgart: Hippokrates Verlag.
TÖNDURY, G. (1968): In: RAUBER/KOBSCH, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 3 Bände. Bd. I. Stuttgart: Thieme Verlag.
WALKER, E. P. (1964): Mammals of the world. I. Baltimore: Hopkins Press.
WEBER, M. (1927): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. 2. Aufl. Jena: Gustav Fischer.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. MILAN KLIMA und Dr. AHMED ALI AHMED, Zentrum der Morphologie, Universitätsklinik, Theodor-Stern-Kai 7, D-6000 Frankfurt a. M.

Genetic divergence between populations of the pocket gopher, *Thomomys umbrinus* (Richardson)

By J. L. PATTON and JULIANA H. FEDER

Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley

Receipt of Ms. 11. 5. 1977

Introduction

The restrictions imposed on vertebrate species with fossorial life styles (such as low individual vagility, small population size, and strong environmental selective regimes) suggest that such species should display marked levels of population subdivision in genetic characters on a regional basis. Where this question has been examined, the observed patterns have followed the prediction.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 17—30

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Genetic data of two kinds, chromosomal and genic (= allozymes), are now available for fossorial rodents of the Old World family Spalacidae (*Spalax:* Wahrman et al. 1968; Nevo and Shaw 1972) and the New World family Geomyidae (*Geomys:* Davis et al. 1971; Baker et al. 1973; Selander et al. 1974; Penney and Zimmermann 1976 and *Thomomys:* Patton 1972; Thaeler 1974; Patton et al. 1972; Nevo et al. 1974; Patton and Yang in press). While these species do show a higher level of interpopulation differentiation in both genetic characters than average rodent species, two quite distinct patterns of relationship between these variables have been noted (Patton and Yang, in press).

On the one hand, some species exhibit marked chromosomal differences associated with reproductive isolation and lower levels of both intra and interpopulation genic variation (such as *Spalax ehrenbergi* and the *Thomomys "talpoides"* complex). Contrasted to this pattern are species (*Geomys bursarius* and *Thomomys bottae*) in which chromosomal variation, while extensive within species, has been unrelated generally to development of genetic isolation. These latter species have average to quite high levels of genic variability within populations and show very marked interpopulation genic divergence patterns. Based on work with *T. bottae,* Patton and Yang (in press) concluded that the dominant mode of speciation in fossorial rodents has been by chromosomal reorganization and that change at structural gene loci has been generally independent of the process of speciation. The observed level of divergence in structured genes was related more to the time since cladistic events than to such events themselves.

The present report concerns patterns of geographic variation of genetic systems in the southern pocket gopher, *Thomomys umbrinus* (Richardson). Previous studies have shown that while this species is reproductively isolated from *T. bottae* in Arizona due to meiotic imbalances imposed by several chromosomal translocation differences (Patton 1973), the overall level of genic similarity between the two species is rather high (Patton et al. 1972). Indeed, sampled populations of *T. umbrinus* exhibit greater genic similarity to some geographically defined units of *T. bottae* than the latter do among themselves (Patton and Yang in press). Consequently, an effort has been made to examine differentiation patterns in karyotype and allozyme profile in *T. umbrinus* in greater detail, and to relate these to the basic patterns described for fossorial rodents in general.

Materials and methods

Twenty-three populations of *T. umbrinus,* predominantly from the western portions of the species range, have been examined. A total of 133 individuals representing 20 of these populations were karyotyped by a standard in vivo bone marrow or testis colchicine-hypotonic citrate sequence (Patton 1967). For the allozyme survey, 316 individuals from 18 populations were analyzed (see map, Fig. 1, and list of localities below). For each of these, blood samples and homogenates of kidney and liver were prepared according to the methods described by Selander et al. (1971). Procedures for starch-gel electrophoresis and staining were those of Selander et al. (1971) as modified by Patton et al. (1972). Protein systems used and tissue sources are described in other publications dealing with the *bottae*-group of *Thomomys* (Patton et al. 1972; Patton and Yang in press). The presumptive gene loci examined encode for 19 enzymatic and 4 general proteins, as follows; enzymatic proteins — malate dehydrogenase (MDH-1 and MDH-2), α-glycerophosphate dehydrogenase (αGPD), lactate dehydrogenase (LDH-1 and LDH-2); isocitrate dehydrogenase (IDH-1 and IDH-2), 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGD), alcohol dehydrogenase (ADH), sorbitol dehydrogenase (SDH), glutamic oxaloacetic transaminase (GOT-1 and GOT-2), phosphoglucomutase (PGM), phosphoglucose isomerase (PGI); indophenol oxidase (IPO), peptidase (Pept-1 and Pept-2) and esterase (Est-1 and Est-4); nonenzymatic proteins — erythrocytic protein (Pt-A), prealbumin (preAlb), albumin (Alb), and transferrin (Trf). Alleles have been

designated by mobility relative to the most common allele at a given locus in *T. bottae*, which was arbitrarily set at 100 (see PATTON and YANG, in press).

Both ROGERS' (1972) coefficient of genetic similarity (S-value) and NEI'S (1971) genetic distance measure (D-value) were used as indices of interpopulation relatedness for the genic data. Cluster analysis of these matrices was performed by the unweighted pair-group method using arithmetic means (UPGMA; SNEATH and SOKAL 1973) with the NT-2 program of the Numerical Taxonomy Package adapted for the CDC 6400 computer by W. W. MOSS.

The ecogeographic relationship of population samples to the observed patterns of genetic variation was examined by the connectedness method employed for *T. bottae* (PATTON and YANG in press). An index of ecogeographic distance between each population pair was calculated by employing the product of the airline mileage distance between each pair and the number of major habitat changes differentiating that pair. That is, two sampled populations 10 miles apart and connected by the same habitat type would have a distance score of 10 whereas those 10 miles apart but in elevationally contiguous and different habitats would have a score of 20. The rationale behind this measure is that migration, and hence gene flow, is more likely between populations adapted to similar environments (i. e., gross habitas in this case) than between those occurring in different ecological settings.



Fig. 1. Collecting localities for *Thomomys umbrinus* in the southwestern United States and western New Mexico (numbers refers to locality identification as given in text). Solid circles indicate localities for which both karyotypic and allozyme data are available; half-filled circles those for which only allozyme data are available; diagonally hatched circles are those for which only karyotypic data are available. The stippled region represents elevations above 6000 feet, the approximate lower boundary of pine forests.

Two measures have been employed to examine patterns of intrapopulation variability in genic characters: population type and population density. For the former each sampled population was ranked according to an estimation of the degree of geographic isolation exhibited with reference to adjacent populations located in the same general area. Populations which were well isolated in all directions, and hence which essentially existed as islands, were given a score of 1. Those which showed some level of interconnection, but in a more-or-less linear fashion (as along river courses), were given a rank of 2. And those occurring in broad areas of optimal habitat, and hence where genetic exchange would be relatively unrestricted in all directions were ranked as 3. Similarly, each sampled population was ranked according to the estimated density of animals per acre in the sample area. Density was determined by counting the number and placement of fresh earthen mounds present at the beginning of the sampling period.

Specimens representing 8 subspecies covering most of the northern and western distribution of *T. umbrinus* were examined by both methodologies (see map, Fig. 1). All specimens are preserved as standard museum vouchers (skin with skull) and are deposited in the mammal collections of the Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berke-

ley. Localites are given below; sample sizes for each technique are indicated (K = karyotype; A = allozyme). The numbers refer to geographic placement as indicated on the map, Fig. 1.

T. u. intermedius. — Arizona: [1] Madera Canyon, Santa Rita Mts. (K = 4); [2] Gardner Canyon, Santa Rita Mts. (K = 2); [3] Lyle Canyon Huachuca Mts. (K = 4); [4] Sycamore Canyon, Patagonia Mts. (K = 71; A = 43).

T. u. sonoriensis. — Sonora: [5] Moctezuma (K = 3; A = 24); [6] Sahuaripa (A = 6); [7] Bacanora (K = 1; A = 12); [8] El Novillo (K = 1; A = 21).

T. u. madrensis. — Chihuahua: [9] Colonia Garcia (K = 10; A = 26); [10] Valle Moctezuma (K = 6; A = 14); [11] Chuhuichupa (K = 1; A = 27); [12] Madera (A = 6).

T. u. juntae. — Chihuahua: [13] Sierra del Nido (K = 2; A = 2); [14] Cuauhtémoc (K = 3; A = 19).

T. u. chihuahuae. — Chihuahua: [15] Tomóchic (K = 3; A = 11); [16] Rancho El Pajarito (K = 3; A = 17); [17] Napuchis (K = 1); [18] El Vergel (K = 6; A = 16). Durango: [19] El Salto (K = 3; A = 22); [20] La Ciudad (K = 5; A = 23).

T. u. nelsoni. — Durango: [21] Las Nieves (K = 1; A = 14).

T. u. durangi. — Durango: [22] Morcillo (A = 13).

T. u. arriagensis. — San Luis Potosí: [23] Villa de Arriaga (K = 3).

Results and discussion

Karyotypic variation

Gross chromosomal characteristics are given for each of the 20 populations examined in Table 1. Although there is some variability within given sampled populations (e. g., Colonia Garcia [9]), the populations do break consistently into those with a diploid number of either 78 or 76. Within both of these groupings, however, considerable interpopulation variation may exist.

Table 1

Summary of karyotypic characteristics of populations of *Thomomys umbrinus*

Taxon	Locality Number	Number of ♂	Number of ♀	2n	Autosomes SM	Autosomes ST	Autosomes A	Autosomes micros	X	Y
intermedius	1	1	3	78	10	12	54	6	ST	dot
	2	2	0	78	8	12	56	6	ST	dot
	3	0	4	78	10	12	54	6	ST	-
	4	28	43	78	10	10	56	6	ST	dot
sonoriensis	5	1	2	78	10	12	54	6	ST	dot
	7	1	0	78	10	12	54	6	ST	dot
	8	1	0	78	10	12	54	6	ST	dot
madrensis	9	3	7	78	12	10-12	52-54	8-10	ST	dot
	10	0	6	76	42	32	0	0	ST	-
	11	0	1	76	42	32	0	0	ST	-
juntae	13	1	1	78	10	14	52	10	ST	dot
	14	0	3	78	10	14	52	10	ST	-
nelsoni	21	1	0	78	34	42	0	0	ST	dot
arriagensis	23	3	0	78	10	26	40	4	ST	dot
chihuahuae	15	1	2	76	42	32	0	0	ST	dot
	16	1	2	76	42	32	0	0	ST	dot
	17	1	0	76	20	24	30	0	SM	dot
	18	1	5	76	20	24	30	0	SM	dot
	19	0	3	76	40	34	0	0	ST	dot
	20	1	4	76	40	34	0	0	ST	dot

SM=metacentric and submetacentric; ST=subtelocentric; A=acrocentric

The major pattern found within the 2n = 78 group is one characterized by a low number of biarmed autosomes (20—24) and a large number of uniarmed autosomes (52—56), including 6 to 10 minute acrocentrics. The microelements are unique to these gophers among all populations of *T. bottae* and *T. umbrinus* examined (PATTON 1972, 1973). This karyotypic class characterizes animals distributed largely from low to mid elevations in Sonora north through Arizona, New Mexico (C. S. THAELER, Jr., pers. communication), and then south through central Chihuahua (Fig. 1). A slight modification of this theme was found in southwestern San Luis Potosí, where *T. u. arriagensis* typically has somewhat fewer acrocentrics (including only 4 minute acrocentrics) and more subtelocentric autosomes (Table 1). The sample from Las Nieves [21] (allocated to *T. u. nelsoni)* had a totally biarmed autosomal complement with no minute autosomal elements (Table 1).

The 2n = 76 group of *T. umbrinus* is similar in every respect to the general karyotype found in *T. bottae*. The pattern of interpopulation variation within both species is also similar. In *T. bottae*, populations are known which span the range in number of acrocentric autosomes from 0 to 19 pairs. The *T. umbrinus* 2n = 76 karyotypes reported here contained either 0 or 15 pairs of uniarmed autosomes.

Animals with the 2n = 76 karyotype were only found in the boreal forest zones of the Sierra Madre Occidental of Mexico from central Durango to northern Chihuahua. Interestingly, populations form the northern and southern portions of this sampled range share more gross karyotypic similarity (i. e., all have zero uniarmed autosomes and a subtelocentric X-chromosome) than those more centrally located (30 uniarmed autosomes and a submetacentric X-chromosome; see Table 1 and Fig. 1). It should be stressed that it is a member of the 2n = 78 group of *T. umbrinus (intermedius*; Patagonia Mts., Arizona) which is known to hybridize limitedly with *T. bottae* but with largely infertile offspring (PATTON 1973). The degree of reproductive incompatability between the 2n = 76 *umbrinus* and the karyotypically similar *bottae* is not known. There is no area known where the two forms might be in contact.

In northern Chihuahua, the two diploid number classes of *T. umbrinus* probably meet. We have samples from within 6 airline miles of one another in the continuously forested northern extent of the Sierra Madre (2n = 76, Valle Moctezuma [10] and 2n = 78, Colonia Garcia [9]) without indication of genetic exchange between them (see below).

Allozyme analysis

Of the 23 loci examined electrophoretically, 19 were polymorphic in one or more population samples. Of the variable loci, 15 contained a major allele with a frequency of .95 or less (Table 2). Monomorphic loci included MDH-2, PGI, IPO, and Pt-A. Only four loci were consistently variable in the majority of populations (PGM, Est-1, Est-4, and preAlb); all other variable loci were polymorphic in only one or a few populations.

Intrapopulation variability. Table 2 provides estimates of overall genic variability in those 15 populations for which sample size is 10 or greater. The proportion of loci polymorphic per population ranges from 13 percent (Las Nieves [21]) to 44 percent (Rancho El Pajarito [16]) with an unweighted mean of 29 percent. The proportion of loci heterozygous per individual per population ranges from 2.2 percent (Las Nieves) to 10 percent (Rancho El Pajarito) with an unweighted mean across all samples of 5.9 percent. These estimates are equivalent to those of other rodents (SELANDER and KAUFMAN 1973; SELANDER et al. 1974). In comparison to other pocket grophers, *T. umbrinus* is intermediate in levels of intrapopulation varia-

Table 2

Allele frequencies for all polymorphic loci, where $p < .95$, for those population samples with N greater than 10. P is the total percentage of loci polymorphic per population sample and H is the percentage of loci heterozygous per indidual per population sample

Locus	Allele	Patagonia Mts. (4)	Moctezuma (5)	Bacanora (7)	El Novillo (8)	Colonia Garcia(9)	Valle Moctezuma (10)	Chuhuichupa (11)	Cuauhtémoc (14)	Tomóchic (15)	Rancho El Pajarito (16)	El Vergel (18)	El Salto (19)	La Ciudad (20)	Las Nieves (21)	Moncillo (22)
LDH-1	104			.08							.09	.03				
	102					.04	.14									
	100	1.0	1.0	.92	1.0	.96	.86	1.0	1.0	1.0	.91	.97	1.0	1.0	1.0	1.0
MDH-1	100	1.0	1.0	1.0	.60	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.98	1.0	1.0	1.0
	64				.40								.02			
IDH-2	138							.02					.14	.11		
	100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.98	1.0	1.0	1.0	1.0	.86	.89	1.0	1.0
GOT-1	119															.08
	100	1.0	.94	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.97	1.0	1.0	1.0	.92
	89		.06													
	85											.03				
α GPD	181		.02													
	154		.29		.17	.29				.64	.88					
	119	1.0	.69	1.0	.83	.71	1.0	1.0	.92	.36	.12	.72	1.0	1.0	1.0	1.0
	109								.08			.28				
Pept-1	106					.10										
	100	.89	1.0	1.0	1.0	.90	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.94	.18		1.0	1.0
	89	.11										.06	.82	1.0		
SDH	-80								.03							
	-100	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0			.97		.09					
	-129						1.0	1.0		1.0	.91	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
ADH	-100	1.0	1.0	.23	.31	.75			1.0					.02		
	-114			.77	.69	.25	1.0	1.0		1.0	1.0	1.0	.91	.98	1.0	1.0
	-121												.09			
6PGD	143					.04					.12					
	113	.01														
	100	.99	1.0	1.0	1.0	.90	1.0	.98	1.0	1.0	.88	1.0	1.0	.91	1.0	1.0
	86					.06										
	67							.02						.09		
PGM	145						.71	.65		.27		.13				
	131					.04	.29	.35		.09	.17	.03				
	100	1.0	1.0	1.0	.93	.96			1.0	.64	.68	.84	1.0	1.0	1.0	.96
	69															.04
	46				.07						.15					
Est-1	106						1.0	1.0	.14	.05	.12	.53	.59	.57	.08	.27
	100	1.0	1.0	1.0	.80	.69			.83	.75	.79	.47	.41	.43	.56	.68
	94				.20	.31			.03	.20	.09				.36	.05
Est-4	110								.08			.03				
	106	.02											.05			
	102	.02			.41											
	100	.05				.17	.11	.42	.31	.05	.27	.91	.84	.87	.92	.86
	96	.01														
	95	.88	.90	.99	.52	.08	.89	.41	.47	.86	.50	.06	.11	.13	.08	.14
	89	.01		.01	.07	.73		.17	.14	.09	.23					
	84		.10													
	80					.02										
Alb	104								.03					.02		1.0
	103.5	1.0	.73	.71	1.0	.79		.09	.97	.14	.15				1.0	
	103					.21	1.0	.91		.86	.85	1.0	1.0	.98		
	100		.27	.29												
preAlb	101					.17							.23	.23		
	100					.77			.41			.44	.77	.77	1.0	.89
	98	1.0	.57	.87	1.0	.06	.96	.91	.50	1.0	1.0	.56				.11
	97		.43	.13			.04	.09	.09							
Trf	132	1.0	1.0	1.0	1.0					.05	.06	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	121					1.0	1.0	1.0	1.0	.95	.94					
P		22.2	26.1	26.1	26.1	39.1	21.8	34.8	34.8	26.1	43.5	34.8	30.4	30.4	13.0	21.8
H		2.7	5.6	6.1	9.5	7.4	3.4	6.8	6.0	5.2	10.0	7.1	8.3	5.9	2.2	3.0

bility between a high in *T. bottae* ($\bar{H}$ = 9.3 percent; PATTON and YANG in press) and a low in *T. "talpoides"* ($\bar{H}$ = 4.7 percent; NEVO et al. 1974).

While the factors involved in the maintenance of protein polymorphism in natural populations remain unclear (see review by LEWONTIN 1974), two general hypotheses have been advanced to explain patterns observed in pocket gophers and other fossorial rodents. NEVO (NEVO and SHAW 1972; NEVO et al. 1974) has argued that the relatively low genic variability values often characterizing fossorial rodents in general are best explained as an adaptive strategy for homozygosis in response to the relatively uniform subterranean environment encountered (niche width variation hypothesis). An alternative explanation was put forward recently (PATTON and YANG in press) based on the interaction between the breeding structure and effective size of populations. It is basically a random genetic drift model with large populations occupying broadly contiguous areas able to maintain higher levels of variability than small, well-isolated ones.

Since all obligate fossorial rodents (e. g. members of the families Geomyidae and Spalacidae, for example) live in constant burrow micro-environments, the niche width-variability hypothesis would predict a consistently low level of genic variability in all species. Exceptions to this predicted relationship would prove fatal to the model. While such a relationship has indeed been found for *Spalax* (NEVO and SHAW 1972) and for the "*talpoides*" group of *Thomomys* (NEVO et al. 1974), such is decidedly not the case for *T. bottae* (PATTON and YANG in press). The latter species has twice the average intrapopulation variability than other fossorial species and is one of the most variable mammals known. The data presented here for *T. umbrinus* also do not support the narrow niche-low variability expectation. While the species is less variable on the average than *T. bottae,* it is fully as variable as non-fossorial rodents (overall mean $\bar{H}$ ~ 5.5 percent; SELANDER et al. 1974). Indeed, with the total data base now available for fossorial rodents (including *Spalax, Thomomys,* and *Geomys),* the mean and distribution of heterozygosity values (unweighted $\bar{H}$ = .053; range, .037–.093) is not significantly different from that of non-fossorial rodents (see SELANDER et al. 1974). Hence, the niche width-variability hypothesis cannot by itself account for the observed levels of intrapopulation genic variability in fossorial rodents.

On the other hand, data available for *T. umbrinus* are consistent with a random genetic drift model with the degree of population connectedness (i. e., gene flow) and population size the key determinants. Of a series of geographic, ecologic, and demographic factors examined to explain heterozygosity patterns in *T. bottae,* only a qualitative assessment of the breeding structure of populations and an estimation of population density showed significant relationships (PATTON and YANG in press). These same two parameters are also important features of the population variability pattern of *T. umbrinus.* The relationship between $\bar{H}$ and both breeding structure

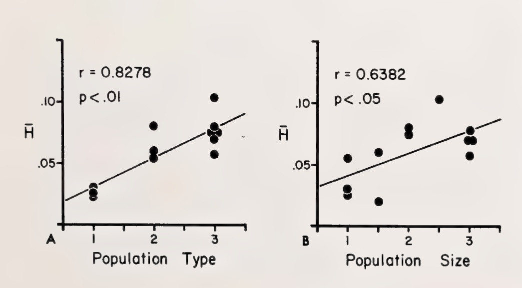


Fig. 2. Relationship between average individual heterozygosity per population sample (H) and population type (A) and population size (B). Lines have been fitted by the least squares method. „Population Type“ is a measure of the estimated degree of connectedness (= gene flow) between populations over geography (see PATTON and YANG, in press, and text). „Population size“ is the ranked estimated density per acre of pocket gophers at each collecting locality (see text).

and density is shown in Fig. 2. As can be noted, a strong, positive relationship exists in both cases such that $\bar{H}$ is predictably higher in large, rather continuously distributed populations than in small, well-isolated ones. In a general sense, the

Table 3

Coefficients of genic similarity (S-values) above the diagonal and genetic distance (D-values) below the diagonal between 18 populations of *Thomomys umbrinus*

Numbers identifying samples are as indicated on the map, Fig. 1 and in the text

	Patagonia Mts. (4)	Moctezuma (5)	Bacanora (7)	Sahuaripa (6)	El Novillo (8)	Colonia Garcia (9)	Sierra del Nido (13)	Cuauhtémoc (14)	Las Nieves (21)	Moncillo (22)	Valle Moctezuma (10)	Chuhuichupa (11)	Madera (12)	Tomochic (15)	Rancho El Pajarito (16)	El Vergel (18)	El Salto (19)	La Ciudad (20)
4	----	.945	.936	.942	.928	.826	.800	.857	.859	.810	.684	.672	.733	.774	.750	.767	.734	.725
5	.017	----	.929	.901	.901	.844	.783	.839	.841	.810	.686	.679	.733	.774	.750	.769	.723	.714
7	.033	.038	----	.965	.903	.816	.808	.876	.881	.849	.724	.711	.764	.807	.788	.803	.763	.754
6	.035	.053	.007	----	.914	.813	.813	.883	.889	.840	.717	.703	.762	.805	.790	.794	.754	.745
8	.022	.036	.035	.033	----	.843	.797	.847	.857	.812	.682	.686	.734	.779	.763	.771	.723	.711
9	.131	.122	.146	.143	.125	----	.870	.880	.843	.815	.702	.721	.744	.786	.786	.747	.723	.729
13	.192	.197	.171	.168	.181	.073	----	.892	.909	.845	.698	.724	.749	.763	.763	.775	.759	.748
14	.116	.125	.074	.070	.104	.060	.055	----	.891	.842	.748	.767	.804	.830	.830	.804	.756	.761
21	.129	.131	.088	.085	.110	.115	.068	.075	----	.930	.675	.699	.721	.751	.751	.852	.836	.840
22	.181	.172	.125	.135	.158	.157	.126	.126	.051	----	.670	.693	.711	.745	.740	.847	.826	.830
10	.366	.341	.299	.311	.334	.304	.323	.248	.368	.376	----	.964	.929	.901	.886	.800	.722	.731
11	.371	.347	.309	.316	.328	.273	.277	.232	.330	.341	.010	----	.926	.891	.898	.815	.744	.750
12	.287	.266	.227	.238	.261	.234	.254	.184	.302	.305	.045	.046	----	.934	.937	.817	.738	.745
15	.215	.206	.158	.166	.196	.185	.229	.128	.249	.254	.060	.067	.022	----	.947	.842	.765	.771
16	.233	.217	.176	.178	.204	.173	.217	.132	.241	.248	.068	.061	.020	.012	----	.833	.760	.761
18	.219	.219	.164	.171	.197	.231	.200	.180	.121	.123	.174	.149	.150	.118	.115	----	.902	.908
19	.273	.274	.225	.238	.267	.256	.222	.223	.140	.148	.266	.240	.247	.198	.200	.061	----	.979
20	.288	.293	.241	.253	.286	.274	.241	.237	.155	.161	.284	.258	.253	.214	.216	.046	.002	----

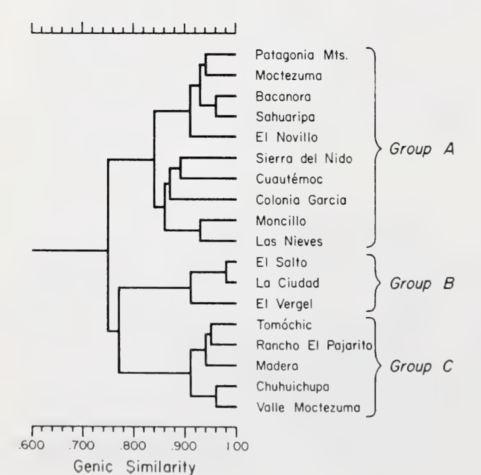


Fig. 3. Phenogram of population relatedness based on UPGMA clustering of ROGERS' genic similarity coefficients (S-values) for the allozyme data. The samples are divided into three nearly equally distinct yet internally homogeneous clusters at the 80 percent similarity level.

same pattern was observed by PENNEY and ZIMMERMANN (1976) for the pocket gopher, *Geomys bursarius,* although they curiously attributed the observed H levels in that species to both selection for a uniform niche and random events.

Interpopulation variability. Estimates of genetic relatedness between all population pairs were made using both ROGERS' (1972) similarity and NEI's (1971) distance measures (S and D-value, respectively). These data are given in Table 3 and a phenogram based on S-values and clustered by the unweighted pair group method is presented in Fig. 3.

Two features are quite apparent from these data. Most striking is the low level of genic similarity between the sampled populations of *T. umbrinus.* The average population pair shares only 80 percent similarity with a range between all pairs of 67 to 98 percent (NEI's $\bar{D}$ = .181, range .002 [El Salto-La Ciudad] to .376 [Valle Moctezuma-Morcillo]). While these values are generally low for conspecific populations of most rodent or other mammal species, they are very comparable to interpopulation similarity measures observed in 50 populations of *T. bottae* (PATTON and YANG in press). In the latter, the average population pair shares 79 percent similarity with an overall range of 63 to 97 percent.

The other major feature apparent from Fig. 3 is the obvious separation of *T. umbrinus* populations into three quite distinct but internally homogeneous clusters. These groupings have both geographic consistency and internal karyotypic homogeneity. The most divergent cluster (labeled Group A in Fig. 3) contains all of the 2n = 78 populations whereas the 2n = 76 populations are divided into two groups of nearly equivalent level of divergence (Groups B and C, Fig. 3). The average within group S-values are quite high ($\bar{S}$ = .864 ± .047 st. dev., .930 ± 043, and .930 ± .032 for within Group A, B, and C comparisons, respectively) while the between group average similarity is significantly lower ($\bar{S}$ = .751 ± .004 for comparisons between Groups A, B, and C).

The major phenetic clusters depicted in Fig. 3 are composed of populations which are distributed in a circumscribed geographic fashion. Group A, the 2n = 78 cluster, occurs generally at low to mid elevations in desertscrub-desert grassland-woodland habitats to the west, north, and east of the Sierra Madre Occidental. Both 2n = 76 groups are confined to the boreal forest zones of the Sierra Madre proper: Group B is largely south of the Barranca del Cobre (the "Grand Canyon of Mexico") of south-central Chihuahua, and Group C is north of that potential barrier. Populations of Groups A and C are in very close proximity at the extreme northern end of the Sierra Madre in Chihuahua (see Fig. 1).

The concordance between the chromosomal and genic divergence data strongly suggest that the sampled populations of *T. umbrinus* represent more than one species. In particular, the magnitude of the chromosomal differences recorded (Table 1) is equivalent to that known to differentiate *T. umbrinus* (subspecies *intermedius)* and *T. bottae.* Although these populations are known to hybridize, the hybrids are largely sterile due to meiotic imbalances, and genic introgression is non-existent (PATTON et al. 1972; PATTON 1973).

A definitive analysis of the level of reproductive compatability between contact populations of any of the *T. umbrinus* genetic groups is not now available. Nevertheless, three aspects of the current data set do bear on this question. Frist, the pattern of regional differentiation at individual loci is not one of high between-locus concordance. This is to say, the geographic units distinguished at one locus are not necessarily the same delineated by other loci. Examples of this between loci pattern difference are given in Fig. 4. Here, for example, while the 2n = 76 populations are largely distinguished from the 2n = 78 samples at the Alb and SDH loci, the groupings of populations are quite different at the αGPD and Trf loci.

A pattern of greater concordance at individual loci would be expected if the overall genetic groupings do represent more than one species. Similarly, even at those loci which do generally distinguish regional groups, the distinctive alleles are often shared by other genetic units (for example, Alb-103.5 is dominant in Group A yet found in moderate to low frequency in populations of Group C; αGPD-109 is shared between a 2n = 76 [Group B] and a 2n = 78 group population; and so forth, see Fig. 4).

A second way to examine for potential interbreeding ability between genetic groups is to relate the overall pair-wise similarity level to a measure of ecogeographic distance between the populations sampled (see above). The pattern of geographic relationship at the genic level is often strongly influenced by the distance between populations, particularly over regions of somewhat uniform habitat (see Levin and Kerster 1974; Selander and Kaufman 1975; Patton and Yang in press). In the present situation, a negative relationship should be seen between genic similarity and distance within given genetic groups,

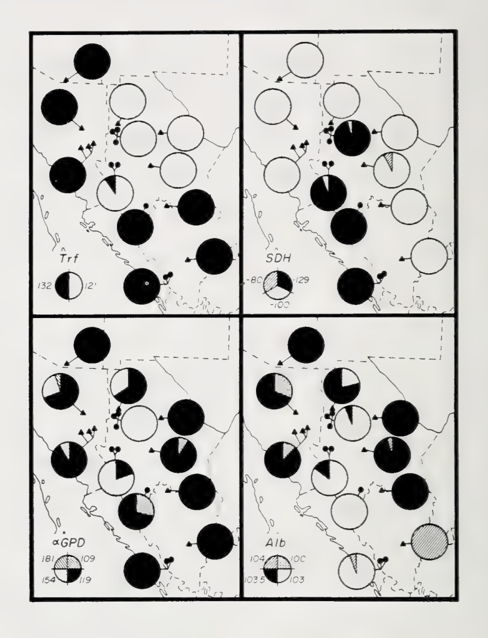


Fig. 4. Geographic pattern of allele frequency variation at four genetic loci (Trf, SDH, α GPD, and Alb). Triangles represent 2n = 78 population samples; circles represent 2n = 76 samples.

if they are reproductively internally compatible, while such a relationship should not be expected between populations belonging to different reproductive units, if isolation is indeed complete. This prediction is based on the likelihood that gene flow between gopher populations follows an isolation by distance model (Wright 1943). Hence, adjacent interbreeding populations should be more similar than non-adjacent but potentially interbreeding ones while the level of genic similarity will be independent of distance if the populations are reproductively isolated.

Figure 5 illustrates the relationship between pair-wise population genic distance which incorporates both airline and ecologic distance (see above and Patton and Yang in press). Three relationships are plotted; within the 2n = 78 group, within the 2n = 76 group, and between populations of both groups. Note that for both of the within-group comparisons there is a very strong negative relationship, such that S decreases with an increase in distance between populations. These relations are not strictly linear, but rather suggestive of an exponential relationship, and thus match expectations of an isolation by distance model. The steeper slope for the 2n = 76 group is a function of the observed sharp changes in overall similarity across a region of relatively uniform habitat. In reality, however, this section of the Sierra Madre Occidental is deeply dissected by mayor canyon systems (see Fig. 1) so that the populations examined are not nearly as continuous as our measure of ecogeographic distance would suggest.

If the between-group relationship, however, is compared to both of the within-group patterns, the picture is considerably different. For the former, the majority of

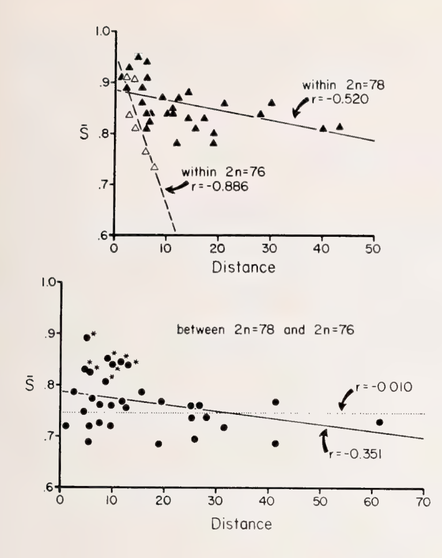


Fig. 5. Relationship of the between-pair genic similarity value (S) and a measure of the ecogeographic distance between each population pair (see text). Uper figure illustrates this relationship for the within 2n = 78 and within 2n = 76 group comparisons. The lower figure shows the relationship between the 2n = 78 and 2n = 76 population pairs. For the latter, the asterisks distinguish the 8 population pair comparisons in southern Chihuahua and Durango. The solid line represents the relationship between all points on the lower graph; the dotted line represents that relationship excluding the 8 pairs indicated by asterisks. All lines were fitted by the least squares method.

S-values are about 10 percent lower and there is very little relationship between genetic and ecogeographic distance. In other words, the average between-group pairwise S-value is about .750 regardless of ecogeographic distance. This observation fits the expectation if indeed the 2n = 76 and 2n = 78 groups are genetically isolated. However, one series of population comparisons do provide exceptions to this general picture. The comparisons of Cuauhtémoc [14], Las Nieves [21], and Morcillo [22] (of the 2n = 78 group) with the Tomóchic-Rancho El Pajarito [15–16], El Vergel [18], and El Salto-La Ciudad [19–20] samples (2n = 76 group) show distinctly higher levels of similarity relative to other between-group pairs (see Fig. 5). This pattern is significant since the two sets of populations involved occur geographically adjacent from central Chihuahua south into Durango, thus suggesting some gene exchange along the eastern slope of the Sierra Madre in this region. The somewhat lower genic similarity for this set of populations as a group compared to within 2n = 78 or 2n = 76 group populations of the same ecogeographic distance may either be a result of very limited occasional contact, and hence opportunity for gene flow, or the development of partial levels of reproductive isolation between the two forms in question.

Finally, the data for the 2n = 78 and 2n = 76 populations which are in near contact in the northern Sierra Madre (Colonia Garcia [9] versus Valle Moctezuma [10] and Chuhuichupa [11]) also suggest some degree of reproductive incompatability between these chromosomal forms. The Colonia Garcia sample is approximately 6 airline miles north of Valle Moctezuma, yet the two share only 70 percent genic similarity (Table 2). The two populations are apparently fixed for different alleles at both the SDH and Est-1 loci, although in both cases the Colonia Garcia allele is found in other 2n = 76 populations (e. g., Madera [12]). Hence, while these data are strongly suggestive of a high degree of reproductive isolation between the 2n = 78 and 2n = 76 chromosomal groups in the region, they are not conclusive.

Despite indications of gene flow in certain areas, the overall pattern of population divergence suggests that the level of reproductive isolation achieved by the different chromosomal groups may be largely a function of which pair of adjacent populations is involved. It would not necessarily be unexpected, therefore, to find with additional studies that the 2n = 78 and 2n = 76 populations are rather completely isolated in

the northern Sierra Madre but much less so further to the south in southern Chihuahua and Durango. Future field tests are necessary to clarify the possibility and extent of gene flow between the various geographic segments of these chromosomal units.

Genetic versus phenetic similarity

The concordance between both chromosomal and genic similarity measures strongly suggests that the sampled populations of *T. umbrinus* represent more than one species. The surprising fact, however, is the rather inconsistent relationship between these two measures of genetic divergence and exomorphological differentiation based on standard external and cranial morphology and pelage color variation. The only area for which a comparable modern systematic treatment of variation within and between *T. umbrinus* populations has been undertaken is the Mexican state of Chihuahua. Here, ANDERSON (1972) has thoroughly reviewed the patterns of morphological variation and recognizes six subspecies, each of which is internally rather homogeneous from a morphological standpoint. The suggested relationship between populations based on genetic data presented here and the morphological criteria used by ANDERSON deviate from one another in several significant features. Specifically, ANDERSON allocates populations representing both the Group A and C or Group B and C genetic units into the same subspecies (*madrensis* and *chihuahuae*, respectively). This implies that, in terms of gross morphology, there is little external difference between the populations so allocated yet the underlying genetic distance may be extreme. While a complete understanding of this lack of concordance between genetic and phenetic patterns of similarity remains to be achieved, we would suggest that the discordance is largely due to the radically different selective regimes (or lack thereof) impinging upon the expression of variability pattern at each organizational level. Specifically, overall pelage color, body size, and conceivably cranial shape are likely to vary directly with external environmental characters, such as soil color, depth, and friability. On the other hand, variation at the chromosome and genic levels are likely to be more independent of these pressures and perhaps related more to demographic features, mode of divergence, and time since divergence. Thus, populations inhabiting rather uniform habitat conditions over distance may indeed be very similar in external morphology yet, because of historical accident, be quite divergent genetically.

Acknowledgements

Appreciation is extended to SUH Y. YANG, JOHN W. WRIGHT, MICHAEL D. ROBINSON, and DONALD O. STRANEY for valuable suggestions and/or critical examination of the manuscript. CAROL P. PATTON and JOHN W. WRIGHT provided invaluable aid in the field and MARGARET F. SMITH provided laboratory assistance. Collecting permits were kindly made available by the State of Arizona Department of Game and Fish and the Dirección Generál de la Fauna Silvestre, Departmento de Conservación, México, D. F., México. Financial assistance was provided by the National Science Foundation (DEB 76-09685 to JLP).

Summary

Data on chromosomal and genic (= allozyme) variability are given for populations of the pocket gopher, *Thomomys umbrinus*, in the northern and western portion of the species range. Two distinct karyotypic patterns are represented with populations having either 2n = 78 od 2n = 76, although there is interpopulation variation in both diploid number groups. These two chromosomal units correspond as well to sets of populations delimited by electrophoretic criteria. For the allozyme data, however, while the 2n = 78 group shows genic homogeneity, two very distinctive units with 2n = 76 are recognizable. If all samples are considered, there is a wide range in observed levels of genic similarity between populations (mean, 80 percent; range, 67—97 percent). However, similarity values

between populations belonging to each chromosomal type are considerably higher (within-group genic similarity averages 90 percent; between-group average similarity is 75 percent).

The concordance of these data suggest that the populations examined belong to more than one biological species. Although this hypothesis must be tested by analysis of the genetic consequences of populations in contact, the allozyme data do suggest at least occasional gene exchange between some member populations of each differentiated group. Gene flow appears to be more probable along the eastern slope of the Sierra Madre Occidental in southern Chihuahua and Durango than in the Sierra Madre of northern Chihuahua. In the latter area, samples of the 2n = 78 and 2n = 76 chromosomal forms were collected within 6 airline miles of one another.

Average individual heterozygosity is 5.9 percent. This level of intrapopulation variation is equivalent to that recorded for rodents in general. Hence, the data argue against the narrow niche-low variability hypothesis developed by NEVO (NEVO et al. 1974) as a general model predicting genic variability in fossorial rodents. Indeed, the pattern of variability observed for *T. umbrinus* is identical to that recorded earlier for *T. bottae* (PATTON and YANG in press). For both species, the best predictors of overall population genic variation are the density and breeding structure of the populations sampled. This suggests that random events are particularly important in the genic structuring of gopher populations, regardless of whether the alleles involved are under natural selection or not.

Zusammenfassung

Genetische Unterschiede zwischen Populationen von Thomomys umbrinus (Richardson)

Es werden Daten über die chromosomale und genetische Variabilität von Populationen von *Thomomys umbrinus* aus dem nördlichen und westlichen Teil des Verbreitungsgebietes der Art mitgeteilt. Die Populationen weisen mit entweder 2n = 78 oder 2n = 76 zwei deutlich unterscheidbare Karyotypen auf, obgleich zwischen den Populationen innerhalb dieser beiden Gruppen erhebliche chromosomale Unterschiede vorkommen. Die durch den Karyotypus gekennzeichneten zwei Gruppen entsprechen solchen, die sich auch durch elektrophoretische Kriterien abgrenzen lassen. In bezug auf die Allozymdaten zerfällt die Gruppe mit 2n = 76 in zwei verschiedene Untergruppen, während die Gruppe mit 2n = 78 in dieser Hinsicht homogen ist. Bei Berücksichtigung aller Proben ist erkennbar, daß genetische Ähnlichkeit zwischen den Populationen in sehr unterschiedlichem Ausmaß vorliegt (Homogenitätsgrad im Mittel: 80 %; Bereich: 67 % bis 97 %). Zwischen den Populationen innerhalb jeweils einer der beiden durch den Karyotypus gekennzeichneten Gruppen jedoch ist die genetische Homogenität beträchtlich höher (innerhalb einer Gruppe durchschnittlich 90 %, zwischen den Gruppen durchschnittlich 75 %).

Die Übereinstimmung der Befunde weist darauf hin, daß unter den untersuchten Populationen mehr als eine biologische Spezies vertreten ist. Diese Hypothese muß jedoch noch durch Untersuchung der genetischen Konsequenzen, die sich bei untereinander in Kontakt stehenden Populationen ergeben, geprüft werden. Die Allozymdaten deuten bereits auf einen zumindest gelegentlichen Genaustausch zwischen Populationen innerhalb der einen oder anderen Gruppe hin. Ein solcher Genaustausch ist längs des östlichen Hanges der Sierra Madre Occidental im südlichen Chihuahua und im Durango wahrscheinlicher als in der Sierra Madre der nördlichen Chihuahua. In diesem zuletzt genannten Gebiet wurden Proben der Gruppen mit 2n = 78 und 2n = 76 in einer Entfernung von 6 Flugmeilen voneinder gesammelt. Der durchschnittliche indiviuelle Heterozygotiegrad beträgt 5,9 %. Dieses Ausmaß an Variabilität innerhalb einer Population gleicht derjenigen, die für Nager im allgemeinen gilt. Diese Befunde lassen die Richtigkeit der von NEVO entwickelten Hypothese (NEVO et al. 1974) in Zweifel ziehen; danach soll die Beziehung: „enge Nische = geringe Variabilität" als ein allgemeines Modell Vorhersagen über die genetische Variabilität bei grabenden Nagern erlauben. Die Variabilität, die hier für *Thomomys umbrinus* beobachtet wurde, entspricht in der Tat vollkommen der früher für *Thomomys bottae* nachgewiesenen (PATTON und YANG, im Druck). Für beide Spezies erfolgt die Vorhersage der generellen genetischen Variabilität einer Population am besten unter Berücksichtigung ihrer Dichte und Fortpflanzungsverhältnisse. Dieses deutet darauf hin, daß Zufallsereignisse für die genetische Struktur von *Thomomys*-Populationen von besonderer Wichtigkeit sind, gleichgültig, ob die betreffenden Allele selektiv bevorteilt sind oder nicht.

Literature

Anderson, S. (1972): Mammals of Chihuahua. Taxonomy and distribution. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **148**, 149—410.

Baker, R. J.; Williams, S. L.; Patton, J. C. (1973): Chromosomal variation in the plains pocket gopher, *Geomys bursarius major*. J. Mammal. **54**, 765—769.

Davis, B. L.; Williams, S. L.; Lopez, G. (1971): Chromosomal studies of *Geomys*. J. Mammal. **52**, 617—620.

Levin, D. A.; Kerster, H. W. (1974): Gene flow in seed plants. In: Evolutionary Biology. Ed. by Th. Dobzhansky, M. K. Hecht, W. C. Steere. Vol. **7**, 139—220. New York: Plenum Press.

Nei, M. (1971): Interspecific gene differences and evolutionary time estimated from electrophoretic data on protein identity. Amer. Nat. **105**, 385—398.

Nevo, E.; Shaw, C. R. (1972): Genetic variation in a subterranean mammal, *Spalax ehrenbergi*. Biochem. Genet. **7**, 235—241.

Nevo, E.; Kim, Y. J.; Shaw, C. R.; Thaeler, C. S., Jr. (1974): Genetic variation, selection, and speciation in *Thomomys talpoides* pocket gophers. Evol. **28**, 1—23.

Patton, J. L. (1967): Chromosome studies of certain pocket mice, genus *Perognathus* (Rodentia: Heteromyidae). J. Mammal. **48**, 27—37.

— (1972): Patterns of geographic variation in karyotype in the pocket gopher, *Thomomys bottae* (Eydoux and Gervais). Evol. **26**, 574—586.

— (1973): An analysis of natural hybridization between the pocket gophers, *Thomomys bottae* and *Thomomys umbrinus*, in Arizona. J. Mammal. **54**, 561—584.

Patton, J. L.; Selander, R. K.; Smith, M. H. (1972): Genic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). Syst. Zool. **21**, 263—270.

Patton, J. L.; Yang, S. Y. (1977): Genetic variation in *Thomomys bottae* pocket gophers: macrogeographic patterns. Evol. (in press).

Penney, D. F.; Zimmerman, E. G. (1976): Genic divergence and local population differentiation by random drift in the pocket gopher genus *Geomys*. Evol. **30**, 473—483.

Rogers, J. S. (1972): Measures of genetic similarity and genetic distance. Univ. Texas Publ. **7213**, 145—153.

Selander, R. K.; Kaufman, D. W. (1973): Genic variability and strategies of adaptation in animals. Proc. Nat. Acad. Sci. **70**, 1875—1877.

— (1975): Genetic population stucture and breeding systems. In: Isozymes IV, Genetics and Evolution. Ed. by C. L. Markert. New York: Academic Press. pp. 27—48.

Selander, R. K.; Smith, M. H.; Yang, S. Y.; Johnson, W. E.; Gentry, J. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse *(Peromyscus polionotus)*. Univ. Texas Publ. **7103**, 49—90.

Selander, R. K.; Kaufman, D. W.; Baker, R. J.; Williams, S. L. (1974): Genic and chromosomal differentiation in pocket gophers of the *Geomys bursarius* group. Evol. **28**, 557—564.

Sneath, P. H. A.; Sokal, R. R. (1973): Numerical Taxonomy. San Francisco: W. C. Freeman Co.

Thaeler, C. S., Jr. (1974): Four contacts between ranges of different chromosome forms of the *Thomomys talpoides* complex (Rodentia: Geomyidae). Syst. Zool. **23**, 343—354.

Wahrman, J.; Goitein, R.; Nevo, E. (1968): Mole rat *Spalax*, evolutionary significance of chromosome variation. Science **164**, 82—84.

Wright, S. (1943): Isolation by distance. Genetics **28**, 114—138.

Authors' address: Dr. James L. Patton and Dr. Juliana H. Feder, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, 2593 Life Sciences Building, Berkeley, California 94720, USA

Taxonomical notes on the West-African *Myomys* with the description of *Myomys derooi* (Mammalia — Muridae)

By E. Van der Straeten and W. N. Verheyen

Receipt of Ms. 21. 6. 1977

Introduction

The taxonomy of *Myomys* has become in the last fifty years a very complicated and confusing problem mainly because from the start the description of this genus has been deficient.

It was Thomas who described in 1915 *Myomys* as a subgenus of *Epimys* (and he mentioned the mammary formula 3—2=10 as sole diagnocstical character). He indicated further *Mus colonus* Smith as typical species but it has now become nearly certain that in fact he meant to designate *Mus colonus* Brants.

In 1942 Shortridge decided to raise *Myomys* to the generic level and introduced the new subgenus *Myomyscus* as part of *Myomys*. It was Roberts who in 1951 attempted to sort out the exact status of *Myomys colonus* (Brants) but Ellerman, Morrison-Scott and Hayman (1953) rejected his reasoning and they came to the conclusion that *Myomys colonus* is "not certainly identifiable and the name '*Myomys*' having no status", and consequently they put *Myomyscus* as introduced by Shortridge (1942) in its place.

At this time *Myomys* as well as *Myomyscus* are being used indifferently, but so many problems remain in our opinion to be solved in the greater context of the *Mastomys-Myomys-Myomyscus-Praomys* genus complex that we prefer to use, in this publication, the older name *Myomys* in order not to complicate even more this taxonomical puzzle.

Two forms of *Myomys* were described from the West-African area: *Mus daltoni* Thomas, 1892 from Gambia and *Myomys daltoni saturatus* Ingoldby, 1929 with the type-locality Kintampo (Ghana). In 1941 Ellerman decided however that the genus *Myomys* had to be included in the genus *Rattus*. Because the name *saturatus* was preoccupied in the genus *Rattus* he included *Myomys daltoni saturatus* under the new name *Rattus daltoni ingoldbyi*.

Heim de Balsac (1967) studying a *Myomys*-population from Lamto (Ivory Coast) states that they are identical to "*Myomys daltoni saturatus*". However he finds the morphological differences with typical *Rattus (Myomys) daltoni* so important that he considers *ingoldbyi (= saturatus)* as a separate species *Rattus (Myomys) ingoldbyi* which he erroneously attributes to Hayman.

For the moment *Myomys* is generally considered to have the status of separate genus or to be a subgenus of *Praomys* in which case the name *saturatus* becomes again available. In order not to further complicate this situation unnecessarily by introducing *saturatus* again, we will adopt in this paper the name *Myomys daltoni ingoldbyi*.

By revising all of the old material and the recent collections made in Togo and the Ivory Coast, we were in the position to clarify certain aspects of the taxonomy of the West-African representatives of this Murid-genus.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 31—41

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

One of the main results of this study is the description of a new species of *Myomys*. We are very pleased to name it after our deeply regrettet colleague Antoon de Roo who died some years ago and who was one of the most active members of our fieldteam.

Material and methods

For this study we had at our disposal the *Myomys*-material from the British Museum (Natural History) (BMNH, London, England), from the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris, France) and of the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (SI, Washington, U.S.A.).

Next to these we could also rely on the very important Lamto-collections made by our friend and colleague Dr. L. Bellier during the period 1963—71 and kindly put at our disposal by the authorities of the ORSTOM (Paris, France).

Our own material collected during our three Togo-expeditions (1968—70) and registered at the Koninklijk Museum voor Midden-Afrika (KMMA, Tervuren, Belgium) has permitted us to describe the new species *Myomys derooi*.

We listed extensively all the studied material of the new species so that ulterior verification and completion of our data should be possible.

Myomys (476 specimens)

Myomys daltoni: 184 specimens (distribution see fig. 1)

K.M.M.A.: 4 specimens.
B.M.N.H.: 57 specimens.
7 specimens described as *Myomys daltoni saturatus*.
Coll. Bellier: 106 specimens.
M.N.H.N.: 10 specimens.

Myomys derooi (292 specimens)

K.M.M.A. (217 specimens)

♂♂ coll. nr 367; 372; 548; 549; 550; 556; 560; 563; 585; 1059; 1060; 1062; 1063; 1171; 1172; 1173; 1174; 1208; 1212; 1224; 1275; 1283; 1505; 1509; 1513; 1514; 1518; 1519; 1521; 1782; 2284; 2699; 2701; 2715; 2716; 2718; 2719; 2720; 2721; 2754; 2755; 2774; 2775; 2777; 2778; 2804; 2805; 2807; 2808; 2809; 2813; 2815; 2817; 2822; 2823; 2827; 2832; 2833; 2837; 2839; 2841; 2842; 2868; 2875; 2876; 2878; 2879; 2882; 2883; 2890; 2892; 2893; 2897; 2901; 2902; 2903; 2905; 2907; 2914; 2924; 2926; 2927; 2928; 2930; 2934; 2941; 2942; 2943; 3002.

♀♀ coll. nr 173; 182; 368; 534; 575; 1028; 1030; 1034; 1035; 1061; 1064; 1065; 1156; 1157; 1194; 1203; 1207; 1209; 1210; 1222; 1238; 1239; 1267; 1269; 1274; 1280; 1281; 1282; 1284; 1288; 1507; 1515; 1520; 1589; 1682; 2177; 2195; 2553; 2697; 2698; 2700; 2702; 2703; 2704; 2705; 2714; 2717; 2722; 2725; 2731; 2732; 2735; 2736; 2737; 2739; 2743; 2776; 2779; 2780; 2803; 2806; 2810; 2811; 2812; 2814; 2816; 2818; 2819; 2820; 2821; 2824; 2825; 2826; 2828; 2829; 2830; 2831; 2834; 2835; 2836; 2838; 2840; 2867; 2869; 2870; 2871; 2872; 2877; 2880; 2881; 2884; 2887; 2888; 2889; 2891; 2894; 2898; 2899; 2900; 2904; 2906; 2908; 2909; 2910; 2911; 2912; 2913; 2916; 2921; 2922; 2923; 2925; 2929; 2931; 2932; 2933; 2938; 2944; 2945; 2991; 2992; 3001; 3003; V1063; V1082; V1142; V1240; V1848.

B.M.N.H. (7 specimens)

♀♀ R.G. nr 46.476; 46.588; 56.470; 60.1906; 60.1907; 60.1908; 60.1911.

M.N.H.N. (4 specimens)

♂♂ R.G. nr 1963/1259.

♀♀ R.G. nr 1964/356; 1964/357; 1964/359.

S.I. (64 specimens)

♂♂ R.G. nr. 404 375; 410 035; 410 040; 410 041; 410 044; 410 045; 410 046; 410 047; 410 049; 410 051; 410 053; 410 268; 413 082; 413 084; 413 085; 413 088; 413 089; 435 941; 435 942; 435 943; 435 955; 435 957; 435 958; 435 964; 435 965; 435 966; 435 968; 438 641; 439 733.

♀♀ R.G. nr. 404 377; 410 036; 410 037; 410 038; 410 039; 410 042; 410 043; 410 048; 410 050; 410 052; 410 054; 413 077; 413 083; 413 086; 413 087; 429 575; 429 576; 435 928;

435 929; 435 930; 435 931; 435 932; 435 933; 435 940; 435 944; 435 950; 435 951; 435 953; 435 956; 435 967; 435 969; 435 970; 438 645; 439 734; 439 735.

The external measurements of the *Myomys* captured by the Belgian Expeditions to Togo (1968—1970) were taken on the specimens after they had been formolized. All the other external measurements were obtained from the labels attached to the studied skins. The full description of the skull measurements has been published in VAN DER STRAETEN and VAN DER STRAETEN-HARRIE (1977) (see table 1 and 2). The craniometrical data were obtained in millimeter, and measured to the nearest 0,05 mm.

All statistical analyses were carried out with the IBM 1130 computer of the Rijksuniversitair Centrum in Antwerp. The basic statistics (minimum, maximum, mean, standard deviation, variation coefficient and t-test) were obtained with the formulae published in SIMPSON et al. (1960). The discriminant analyses after FISHER were realized as worked out by HEBRANT (1973). For the canonical analyses we used the method of SEAL (1964) further adapted by HEBRANT (1974).

Description of *Myomys derooi* sp. n.

Holotype

Adult ♀ (with 3 embryos in uterus); spirit specimen and skull (fixation formalin, conservation alcohol); collectors number 2912.

Type locality: Borgou (alt. 160 m) in Togo, obtained 9 December 1969 by E. VAN DER STRAETEN and F. DE VREE.

Specimen in the collection of the Koninklijk Museum voor Midden-Afrika (Tervuren, Belgium).

Paratypes

All specimens, except those obtained by CANSDALE (B.M.N.H), GIBAN (M.N.H.N.) and ROBBINS (S.I.), in the collection of the Koninklijk Museum voor Midden-Afrika (Tervuren, Belgium). All the Tervuren-paratypes are adult spirit specimens with skull (fixation in formalin, conservation in alcohol) from Togo.

Collected by E. VAN DER STRAETEN and F. DE VREE in Borgou on 8-9-10 December 1969: coll. nrs 2815 (♂), 2837 (♂), 2872 (♀), 2900 (♀), 2923 (♀), 2925 (♀) and 3001 (♀).

Collected by W. VERHEYEN, J. HULSELMANS and F. PUYLAERT in

- Namoundjoga: coll. nrs 1269 (♀) and 1284 (♀) respectively on 30 and 31 July 1969.
- Fazao: coll. nr 1682 (♀) on 24 August 1969.

Obtained by CANSDALE in Oda (Ghana), B.M.N.H. 46.588, ad. ♀, skin and skull, no date mentioned.

Obtained by GIBAN in Kandé (Togo) on 17 February 1963, M.N.H.N. 1964/356 (♀) and 1964/357 (♀), both with skin and skull.

Obtained by ROBBINS in

- Porga (Bénin) on 3 May 1968, S.I. 439 735, ♀, skin and skull.
- Soubroukou (Bénin) on 23 April 1968, S.I. 438 734, ♀ skin and skull.
- Padori (Togo) on 18 May 1968, S.I. 438 645, ♀ skin and skull.

External characters

The general texture of the pelage is soft. The dorsal pelage shows a rather wide color-variation going from light brown to dark grey-brown. The flanks are lighter than the back and the transition to the grey ventral side is rather gradual. The individual hairs of the belly are uniformally grey. Many specimens possess a white

irregular spot (from a few mm to several cm in diameter) on the chest; the hairs in this region are completely white.

The tail is longer than the body (mostly 115—120 % of the Head-Body-length). The unicoloured tail is covered with scales of about 0,5 mm length and carries rather large dark hairs which in the middorsal region attain a length of 1,2 mm; on the ventral side the hairs are shorter so that one gets the impression that this part of the tail is lighter coloured; at the tailtip the hairs are longest.

Concerning the external measurements, we found sexual dimorphism in earlength; the females being clearly bigger than the males.

The mammary formula is 2(3—2).

Cranial and palatal characters

Myomys derooi has a smaller skull than *M. daltoni* except for the interorbital breadth, the breadth of the zygomatic plate and the nasalia-length. All the craniometrical differences are highly significant except for the length and breadth of the nasalia.

Myomis derooi shows a sexual dimorphism in cranial dimensions, the females being bigger; these differences are statistically significant only for the zygomatic and the nasalia-breadth.

Table 1

Measurements in mm of adult *Myomys derooi*

Number of specimens, range and mean are given. For the exact description of the measures we refer to Van der Straeten-Harrie (1977)

Variable nr	Description	*M. derooi* holotype	*M. derooi* ♂♂	*M. derooi* ♀♀
HB	head and body length	110.0	43; 97.2(81.0—124.0)	67; 96.9(73.0—111.0)
TL	length of tail	129.0	37; 114.4(84.0—136.0)	51; 116.3(98.0—135.0)
HL	length of hind foot + nail	22.4	42; 21.5(19.0—23.1)	67; 21.3(19.5—23.1)
EL	length of ear	15.0	43; 14.7(12.0—17.7)	66; 14.0(11.7—16.8)
1	greatest length of skull	27.40	43; 26.58(23.95—30.20)	66; 26.84(24.00—29.50)
2	prosthion-condylion	25.40	43; 24.37(21.80—27.75)	66; 24.60(21.65—27.65)
3	henselion-basion	21.45	43; 20.64(18.00—23.90)	66; 20.83(17.95—23.70)
4	henselion-palation	11.20	43; 11.06(9.90—12.85)	66; 11.17(9.85—12.75)
5	length of palatal foramina	5.30	43; 5.53(4.85—6.25)	67; 5.50(4.80—6.25)
6	length of diastema	6.95	43; 6.85(5.85—8.10)	67; 6.93(5.70—8.40)
7	distance between the anterior border of the alveole of M^1 and the edge of upper incisor	7.55	43; 7.49(6.25—9.00)	67; 7.56(6.15—9.10)
8	interorbital breadth	4.20	43; 4.20(3.90—4.75)	67; 4.24(3.70—4.95)
9	zygomatic breadth on the zygomatic process of the squamosum	13.30	43; 12.28(11.25—14.00)	66; 12.58(11.30—13.95)
10	palate breadth between M^1	2.85	43; 2.66(2.20—3.10)	67; 2.66(2.30—3.15)
11	length of upper cheekteeth	4.45	43; 4.35(4.00—5.10)	67; 4.34(3.95—4.75)
12	breadth of upper dental arch	5.60	43; 5.37(5.05—5.95)	67; 5.38(4.75—5.95)
13	breadth of M^1	1.25	43; 1.27(1.20—1.35)	67; 1.27(1.15—1.40)
14	breadth of zygomatic plate	3.40	40; 2.87(2.45—3.45)	66; 2.96(2.45—3.55)
15	greatest breadth of nasals	2.95	43; 2.68(2.40—3.25)	67; 2.77(2.30—3.30)
16	greatest length of nasals	10.75	43; 10.28(8.50—12.35)	67; 10.52(8.90—12.45)
17	length of lower cheekteeth	3.85	43; 3.92(3.55—4.20)	67; 3.92(3.45—4.30)
18	breadth of choanae	1.15	43; 1.03(0.70—1.40)	64; 1.09(0.75—1.40)
19	length of auditory bulla	4.40	43; 4.42(4.00—5.00)	67; 4.41(4.00—4.90)
20	braincase breadth	11.20	43; 11.03(10.40—11.70)	66; 11.02(10.30—11.65)

Table 2

The skull measures symbols and the skull measures of *Myomys daltoni*

For further details see table 1

Variable nr	Canonical analysis variable nr	Code	*M. d. daltoni*	*M. daltoni ingoldbyi*	*M. daltoni* pop. Lamto
HB	—	HB	49; 99.0(76.0—120.0)	4; 104.7(95.0—120.0)	69; 106.3(88.0—132.0)
TL	—	TL	39; 120.0(93.0—153.0)	4; 114.5(98.0—128.0)	58; 107.7(70.0—141.0)
HL	—	HL	50; 20.3(17.0—23.0)	7; 20.1(19.0—21.0)	67; 21.8(20.0—23.0)
EL	—	EL	44; 16.4(13.5—19.0)	7; 16.3(13.0—19.0)	54; 15.8(13.0—18.0)
1	1	GRLE	51; 27.92(24.25—31.10)	7; 28.94(27.05—30.40)	58; 27.27(23.35—31.50)
2	2	PRCO	51; 25.62(21.80—28.90)	7; 26.56(24.95—27.65)	60; 25.06(21.20—29.30)
3	3	HEBA	50; 21.78(18.35—24.65)	7; 22.45(20.85—24.00)	60; 21.27(17.65—25.20)
4	4	HEPA	65; 11.87(10.05—13.70)	7; 12.34(11.55—13.20)	70; 11.39(9.80—13.30)
5	5	PAF	65; 6.17(4.90—6.95)	7; 6.36(5.90—7.15)	72; 5.92(4.70—6.90)
6	6	DIA1	64; 7.31(6.00—8.40)	7; 7.40(6.65—7.85)	71; 7.13(5.95—8.60)
7	7	DIA2	62; 8.07(6.50—9.50)	7; 8.19(7.40—8.70)	71; 7.75(6.25—9.35)
8	8	INT	65; 4.11(3.75—4.50)	7; 4.15(4.00—4.30)	72; 4.09(3.55—4.55)
9	9	ZYG	55; 13.18(11.80—14.85)	6; 13.81(12.70—14.40)	62; 12.73(10.75—14.55)
10	—	PAL	65; 2.87(2.20—3.35)	7; 2.94(2.70—3.10)	65; 2.86(2.45—3.40)
11	10	UPTE	67; 4.70(4.20—5.20)	7; 4.91(4.70—5.10)	72; 4.61(4.25—5.45)
12	11	UPDE	61; 5.78(5.15—6.55)	6; 5.88(5.65—6.10)	63; 5.73(5.20--6.30)
13	12	M^1	66; 1.32(1.15—1.45)	7; 1.34(1.30—1.40)	70; 1.39(1.25—1.50)
14	—	ZYPL	65; 2.86(2.30—3.35)	7; 3.02(2.80—3.40)	65; 2.77(2.35—3.45)
15	13	BNAS	63; 2.88(2.40—3.30)	7; 2.96(2.70—3.50)	61; 2.63(2.15—3.05)
16	14	LNAS	62; 10.42(8.40—12.20)	6; 11.26(10.25—11.85)	65; 10.09(8.30—12.30)
17	15	LOTE	64; 4.22(3.75—4.85)	7; 4.36(4.10—4.55)	72; 4.12(3.80—4.35)
18	—	CHOA	64; 1.17(0.70—1.55)	7; 1.24(0.95—1.50)	63; 1.23(0.90—1.55)
19	16	BUL	58; 4.53(4.20—5.20)	7; 4.69(4.40—4.90)	65; 4.41(4.00—5.00)
20	17	BRCA	57; 11.53(10.70—12.90)	7; 11.74(11.40—12.10)	58; 11.37(10.50—12.45)

In the diastema-region we always find two undivided palatal ridges; between the molar series exist 5 ridges which are divided on the midline of the palate; so the formula of the palatal-ridges is $2+5=7$. Many animals present shape irregularities of the ridges; the last two pairs are most subjected to these aberrations.

Dental characters

The best diagnostical characters for the differentiation between *Myomys daltoni* and *M. derooi* are found in the dental measurements. Indeed, *M. derooi* has 1 ° a shorter upper and lower dental series, 2 ° a slenderer M^1 and 3 ° M^3 is clearly smaller.

Measurements

For the measurements of the holotype and all other specimens see table 1. The measurements are given in millimeters. The external measurements were taken on the formolized animal.

Distribution

The recorded specimens were obtained in Bénin (B), Ghana (G), Nigeria (N) and Togo (T). *Myomys derooi* is a savannah-species which lives in close contact with man. Indeed, for as far as we know all specimens were captured in human dwelling

or in their immediate surroundings. *Myomys derooi* and *M. daltoni* were collected at the same locality but always in different places or biotopes. For the collecting localities of the studied specimens see fig. 2 and table 3.

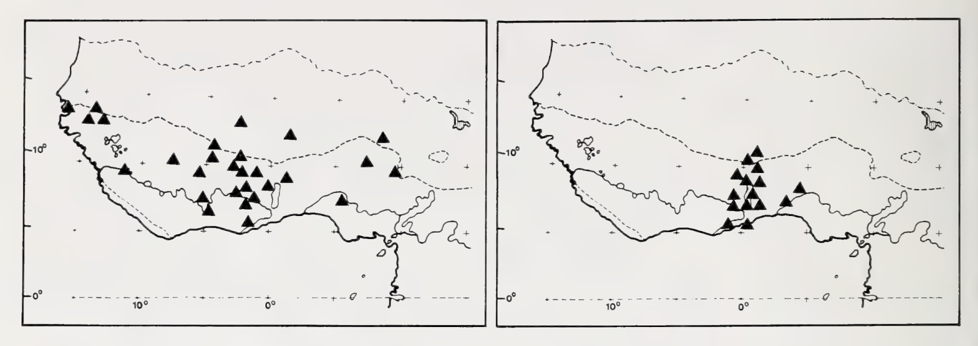


Fig. 1 (left). Distribution of *Myomys daltoni* — *Fig. 2 (right).* Distribution of *Myomys derooi*

Table 3

Collecting localities of *Myomys derooi*

Locality	Coordinates	Locality	Coordinates
Achimota (G)	05°37′N — 00°14′E	Leklebi Agbesia (G)	06°56′N — 00°29′E
Adina (T)	07°31′N — 01°01′E	Nabogo (G)	09°45′N — 00°45′W
Afon (N)	08°19′N — 04°31′E	Namoundjoga (T)	10°54′N — 00°24′E
Aledjo (T)	09°15′N — 01°12′E	Nanergou (T)	10°55′N — 00°09′E
Añoñoe (T)	07°33′N — 00°36′E	Nkawkaw (G)	06°33′N — 00°44′W
Binaparba (T)	09°14′N — 00°46′E	Oda (G)	05°52′N — 01°00′W
Borgou (T)	10°46′N — 00°35′E	Odomi Youngo (G)	08°15′N — 00°32′E
Dapango (T)	10°59′N — 00°13′E	Padori (T)	10°13′N — 00°25′E
Dedome (T)	07°30′N — 00°39′E	Paio (T)	10°14′N — 00°41′E
Dutukpene (G)	09°33′N — 01°11′E	Parnisau (N)	Northern region
Ebeva (T)	07°32′N — 01°05′E	Piya (T)	09°33′N — 01°11′E
Edifou (T)	07°29′N — 00°57′E	Porga (B)	11°02′N — 00°58′E
Fazao (T)	08°42′N — 00°47′E	Shishe (G)	10°42′N — 00°13′W
Igbo-Ora (N)	07°26′N — 03°17′E	Soubroukou (B)	09°41′N — 01°35′E
Inhounabe (T)	07°34′N — 00°59′E	Tetetou (T)	07°01′N — 01°30′E
Kandé (T)	09°58′N — 01°03′E	Wulasi (G)	08°39′N — 00°80′E
Kode (G)	06°06′N — 00°51′W	Wulehe (G)	08°39′N — 00°01′E
Kodegbe (T)	07°31′N — 01°03′E		

Data on the reproduction of *Myomys derooi*

All of the material collected during the Belgian Expeditions to Togo were examined with respect to reproduction. However our data are fragmentary since we could only dispose of specimens from the months July–August (rainy season), November (beginning of dry season) and December (dry season). Our data are compiled in table 4.

There can be no doubt that reproduction starts in the rainy season but that it comes to full development in the dry season. Indeed, during December not less than 55 % of the adult females are pregnant or lactating and many juveniles are found in the studied population.

The mean of the number of embryos per pregnant female is 3.75 with a maximum of 5 and a minimum of 2 (maximum of embryos per cornu of uterus 4, minimum 0).

Table 4

Number of adult, pregnant and lactating females of *Myomys derooi* as well as the number of juveniles captured

	adult females	pregnant	lactating	juvenile animals
July	27	3	4	—
August	7	2	1	2
November	5	1	—	—
December	66	26	10	29

Canonical analysis of the craniometrical data

For the canonical analysis we could make use of 208 specimens divided over six groups (see table 5). A posteriori five specimens, determined by INGOLDBY himself as *Myomys daltoni saturatus* [= *M. daltoni ingoldbyi* (Ellerman, 1941)] were individually added to the graphics using the calculated eigenvectors.

Table 5

Groups and number of specimens involved in the canonical analysis

group nr	Sex	species	Number specimens
1	♂♂	*Myomys daltoni daltoni*	25
2	♀♀	*Myomys daltoni daltoni*	17
3	♂♂	*Myomys daltoni* (pop. of Lamto)	25
4	♀♀	*Myomys daltoni* (pop. of Lamto)	32
5	♂♂	*Myomys derooi*	43
6	♀♀	*Myomys derooi*	66

Out of the 20 measures we started with, 17 were selected for the canonical analyse, as for 3 of them the measuring fault was too important (see table 2). There are five canonical variates, only three of which are significantly different from zero. These three contain together 97,7 % of the total variation.

As the results of the canonical analysis we mention the eigenvalues of the canonical transformation (table 6) and the eigenvectors for the 17 measures in the three selected canonical variates (table 7). Going from these values a diagram was drawn. In

Table 6

Eigenvalues of the canonical transformation with test of significance

Nr	Eigenvalue	Relative % importance	chi-square	degrees of freedom	probability
1	148.533	71.6	509.761	85	1.000
2	45.124	21.8	208.189	64	1.000
3	8.971	4.3	61.571	45	0.952
4	2.753	1.3	22.367	28	0.236
5	2.007	1.0	9.478	13	0.263

Table 7

Eigenvectors of 17 variables for the first three canonical variates

canonical analysis variable nr	1	2	3
1	—0.1264	0.6161	—0.4388
2	0.6264	—0.6972	—1.2903
3	—0.1674	0.1119	0.8507
4	0.2858	1.2790	—0.3065
5	—0.9724	0.5088	—0.5445
6	—1.6490	—3.1061	2.5479
7	—0.4918	1.5987	—2.2693
8	4.6695	—2.6075	—0.7843
9	—0.2202	0.2226	3.1626
10	—2.0069	0.0217	0.7170
11	—1.5916	—1.1755	—0.6556
12	—2.9943	—12.2033	2.5035
13	1.0119	5.0649	0.3354
14	0.9900	—0.9157	0.8810
15	—0.7004	1.2901	0.8544
16	—0.1887	1.5286	—1.4700
17	—1.0876	—0.0302	—1.1626

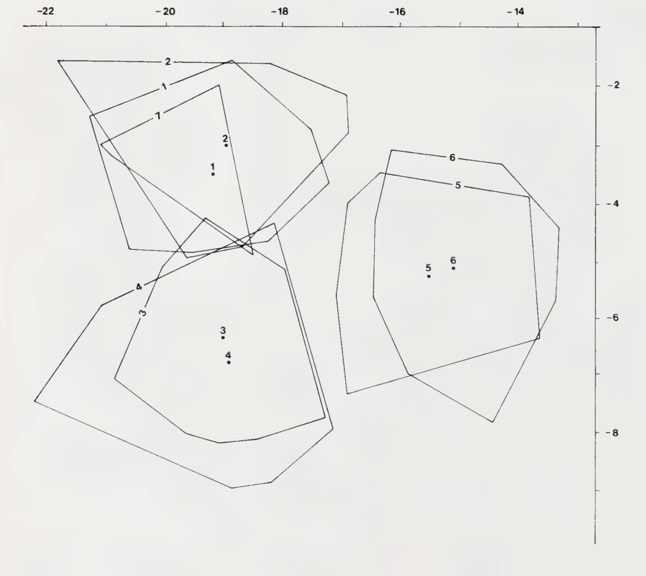


Fig. 3. Canonical analysis: canonical means (solid circles) and extreme limit of each cloud of points; canonical variates: 1 (abscis) and 2 (ordinate); 1 = *Myomys daltoni daltoni* ♂♂; 2 = *Myomys daltoni daltoni* ♀♀; 3 = *Myomys daltoni* (population of Lamto) ♂♂; 4 = *Myomys daltoni* (population of Lamto) ♀♀; 5 = *Myomys derooi* ♂♂; 6 = *Myomys derooi* ♀♀; 7 = *Myomys daltoni ingoldbyi*

order not to complicate too much this diagram we recorded for each group only the centre and the extreme limit of each cloud of points. Figure 3 shows the diagram for the first and second canonical variate.

Considering the first canonical variate we see that we can clearly distinguish *Myomys daltoni* and *Myomys derooi.* On the other hand the second canonical variate divides the *Myomys daltoni*-group in two subgroups 1 ° the typical *M. daltoni daltoni* 2 ° the specimens belonging to the Lamto-population. The five specimens of *M. daltoni ingoldbyi* fall clearly within the range of typical *M. d. daltoni.*

As to the third canonical variate it separates the males from the females.

We obtain similar results when we consider the same species (namely *Myomys d.*

daltoni, M. daltoni from Lamto and *Myomys derooi*) but now classified following their relative age, using tooth wear classes. The first and second variates give the same results but the third variate separates the groups following their relative age.

Diagnostical characters and discriminant analysis

At first view *Myomys derooi* can easily be confused with the dark bellied house-dwelling form of *Mastomys,* especially when one considers only its pelage coloration. A closer look reveals however that *Myomys derooi* is clearly a smaller animal, has a shorter and more slender hindfoot and a somewhat longer tail (115—120 % of H+B-length). Moreover the fifth toe is somewhat larger than half of the fourth whereas in *Mastomys* it reaches only to the basis of the fourth toe or only a little further. Finally the mammary formula of 2(3—2) of *M. derooi* contrasts sharply with what is known for *Mastomys.*

When one disposes of the skulls only, determination can become extremely difficult. Indeed, not only confusion with *M. daltoni* but also with certain *Praomys*-skulls becomes possible. In order to eliminate such errors as much as possible we formed two discriminant functions.

The first discriminant function makes it possible to differentiate between west-african *Myomys* and *Praomys tullbergi.* Using craniometrical data of 213 *Myomys* and 105 *Praomys tullbergi* we were able to establish the following function based on only 3 factors of the 17 available:

$$K = -4.624 \times GRLE + 4.917 \times DIA\ 2 + 13.141 \times BUL + 34.86$$

When the obtained K-value is bigger than 0 then the skull is a *Myomys;* if it is smaller than 0 then we have to do with a *Praomys tullbergi* skull. The chance of an erroneous determination with this function is 3,9 % (however, if all of the 17 available factors are used to make the discriminant function, then this percentage drops to 0,2 %).

The second discriminant function allows us to distinguish between craniological material of *Myomys daltoni* and *Myomys derooi* (we used respectively 104 and 109 skulls to elaborate the function). The discriminant function is based on 5 factors of the 17 available and gives a change on an erroneous determination of 5,2 %.

$$K = 8.099 \times DIA\ 1 - 15.553 \times INT + 10.815 \times UPTE - 4.492 \times LNAS + 4.249 \times BRCA - 42.055$$

If $K > 0$ then the studied skull belongs to *Myomys daltoni;* if $K < 0$ then we deal with a *Myomys derooi* skull (a discriminant function for all of the 17 factors gives a chance of erroneous determination of 3,2 %).

Discussion

When we compare *M. daltoni* with *derooi* we find such differences (external, craniological and craniometrical) that it leaves in our opinion not the slightest doubt that we have to deal with two well defined species. Specimens of our grey-bellied *M. derooi* were already studied and reported earlier by Heim de Balsac (1967) and Rosevear (1969) both of whom considered that they had to deal with a commensal form of *Myomys daltoni* but neither of them taxonomically stressed the rather obvious differences between both forms.

It is a fact that all of our *Myomys derooi* were captured in, or in the immediate neighbourhood of human dwellings but this is also true, if we believe the data on

the BMNH-labels, for many specimens of *M. daltoni.* In the literature also we find records of *Myomys daltoni* being captured in huts (Rosevear 1969; Happold 1970).

Thomas and Hinton mentioned already in a 1920 publication that they received three melanistic specimens from Kano (Nigeria). However, a careful biometrical study with use of canonical analysis of the two skulls (without skin) that we were able to find back in the BMNH-collections revealed that these melanistic specimens fall clearly in the range of typical *Myomys daltoni* and are far removed from *M. derooi.*

Also the specimens that Ingoldby (1929) considered to belong to "*M. daltoni saturatus*" show from a biometrical point of view no difference with typical *daltoni.* Indeed, if one makes the canonical analysis both forms are identical. On the other hand if we compare the means of the skull measurements by using the t-test we find that *M. daltoni ingoldbyi* has a slightly bigger skull but also that the differences with the *M. daltoni daltoni* group are not statistically significant (maybe these differences can be explained by the fact that the available specimens of *M. d. ingoldbyi* are slightly older).

Comparing the dorsal pelage of both *ingoldbyi* and typical *daltoni* we find that the former shows a somewhat more intense red-brown coloration. In this respect *ingoldbyi* resembles closely to the population of *M. daltoni* from Lamto. It is in our opinion obvious that this small colour difference with typical *daltoni* cannot in itself be a sufficient reason to maintain *ingoldbyi* as a separate subspecies. Consequently we suggest that *ingoldbyi* be put in synonymy with *M. daltoni daltoni.*

Another point that we want to stress in the rather big craniometrical differences we find between the *M. daltoni*-population of Lamto and all the for the moment available other material from Western African *Myomys daltoni.* As already noted in the introduction Heim de Balsac (1967) considered the animals from Lamto as being *Rattus (Myomys) ingoldbyi* and in order to stress this point of view he enumerated some differences with *M. daltoni.* We found however that the population from Lamto is biometrically different from *M. daltoni* but also from *ingoldbyi* as shown by the canonical analysis. So it becomes obvious that we cannot agree with the statement of Heim de Balsac (1967).

Biometrically we found that *M. daltoni* is 1 ° significantly bigger that the Lamto-population for the zygomatic breadth 2 ° much bigger for the palatum-length, the length of the upper cheekteeth, the greatest breadth of the nasals and the length of the auditory bulla and 3 ° significantly smaller for the breadth of M^1. For all the other cranial measurements we could not find statistically significant differences but generally speaking typical *daltoni* seem to be bigger than the Lamto-population.

Finally, as already noted concerning the general coloration of the dorsal pelage, the Lamto-population resembles closely the specimens described as *ingoldbyi.*

For the time being we consider the described differences between typical *daltoni* and the *Myomys* from Lamto as being differences on the population-level. It is however not to exclude that, when more data become available, the *Myomys* from Lamto will appear to belong to a new yet underscribed subspecies of *daltoni.*

Acknowledgements

We wish to thank our colleagues Dr. G. B. Corbet and Mr. I. Bishop of the British Museum (Natural History) (London) and Dr. F. Petter of the Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), for allowing us to study the material in the collections of their museums. We are much indebted to Dr. H. Setzer for the loan of specimens from the Smithsonian Institution (Washington). We are also very grateful to Dr. L. Bellier and the Orstom (Paris) who gave us the opportunity to study their very important Lamto collection. Further we thank Dr. F. Hebrant who helped with the computer programs and Mrs. J. Fret and Mrs. B. van Linden who provided technical assistance.

Finally we wish to express our gratitude to Mr. DELOZ of the Ministerie van Nationale Opvoeding (Brussels) who provided for one of us the necessary funds, for a stay at the British Museum (Natural History) (London) and the Muséum d'Histoire Naturelle (Paris).

Summary

The study of a large West-African *Myomys* collection using biometry, canonical analysis and discriminant analysis led to the following conclusions 1. *Myomys derooi* n. sp. is described 2. *Myomys daltoni ingoldbyi* is put in synonymy with *M. daltoni daltoni* 3. differences are described between *Myomys d. daltoni* and the *Myomys daltoni*-population from Lamto; these differences are considered as being on the population-level.

Zusammenfassung

Über die Taxonomie von Myomys aus West-Afrika und eine Beschreibung von Myomys derooi (Mammalia — Muridae)

Mit biometrischen Methoden (kanonische Analysen und Diskriminanz-Analysen) wurde ein umfangreiches Material westafrikanischer *Myomys*-Vertreter untersucht. Es ergaben sich 1. eine Beschreibung von *Myomys derooi* n. sp.; 2. *Myomys daltoni ingoldbyi* muß als Synonym von *Myomys daltoni daltoni* bewertet werden; 3. zwischen *Myomys d. daltoni* und einer *Myomys daltoni*-Population von Lamto ließen sich Unterschiede nachweisen, welche vermutlich auf dem Niveau von Populationsunterschieden liegen.

References

ELLERMAN, J. R. (1941): The families and genera of living Rodents. With a list of named forms (1758—1936) by R. W. HAYMAN and G. W. C. HOLT. Vol. II Muridae. Trust. Brit. Mus., London, 1—690.

ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S.; HAYMAN, R. W. (1953): Southern African Mammals 1758 to 1951: a reclassification. Brit Mus. Nat. Hist. 1—339.

HAPPOLD, D. C. D. (1970): The rodents of Yankari game reserve, Northern Nigeria. Mammalia **34**, 491—495.

HEBRANT, F. (1973): Problèmes de discrimination dans le cas de deux populations. Biom.-Praximétrie **13**, 15—32.

HEBRANT, F. (1974): Problèmes de discrimination dans le cas de plusieurs populations. Biom.-Praximétrie **14**, 15—41.

HEIM DE BALSAC, H. (1967): Rongeurs de Lamto (Côte d'Ivoire). Faits nouveaux d'ordre anatomique, taxonomique et biogéographique. Biol. Gabon. **3**, 175—222.

INGOLDBY, C. M. (1929): On the Mammals of the Gold Coast. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) **3**, 511—529.

ROBERTS, A. (1951): The Mammals of South Africa. Central News Agency, Johannesburg, 1—700.

ROSEVEAR, D. R. (1969): The rodents of West-Africa. Trust. Brit. Mus., London, 1—604.

SEAL, H. L. (1964): Multivariate statistical analysis for biologists. London: Methuen & Co.

SHORTRIDGE, G. C. (1942): Field notes on the First and Sesond Expeditions to the Cape Museums' Mammal Survey of the Cape Province; and Descriptions of some New Subgenera and Subspecies. Ann. S. Afr. Mus. **36**, 27—100.

SIMPSON, G. G.; ROE, A.; LEWONTIN, R. C. (1960): Quantitative Zoology. Chicago, New York: Harcourt, Brace & World.

STRAETEN, E. VAN DER; STRAETEN-HARRIE, B. VAN DER (1977): Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. Acta Zool. Pathol. Antverp. (in press).

THOMAS, O. (1892): Descriptions of Three new African Muridae. Ann. Mag. Nat. Hist. (6) **10**, 179—183.

THOMAS, O. (1915): List of Mammals (exclusive of Ungulata) collected on the Upper Congo by Dr. CHRISTY for the Congo Museum, Tervueren. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) **16**, 465 to 481.

THOMAS, O.; HINTON, M. A. C. (1920): Captain ANGUS BUCHANAN's Air Expedition. 1. On a series of small Mammals from Kano. Novit. Zool. Tring. **27**, 315—320.

Authors' addresses: Dr. E. VAN DER STRAETEN and Prof. Dr. W. N. VERHEYEN, Rijksuniversitair Centrum, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Groenenborgerlaan 171. B - 2020 Antwerpen

Anatomy of the stomach of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L., 1758) (Artiodactyla: Mammalia)[1]

By P. LANGER

Zentrum für Anatomie und Cytobiologie der Justus-Liebig-Universität, Gießen

Receipt of Ms. 10. 6. 1977

Introduction

During the late Tertiary the Tayassuidae or peccaries, a family of the even-toed Artiodactyla, inhabited North America and Eurasia (THENIUS 1970). Recently a fossil species of tayassuid from the Pliocene was discovered in the Varswater formation of South Africa (HENDEY 1976 a, b). Today tayassuids can only be found living in South and Central America and in southwestern United States. One species, *Dicotyles tajacu,* the collared peccary, has been found as far north as southern Arizona and New Mexico as well as southwestern Texas.

A common ancestral group of both Suidae and Tayassuidae, living during the Eocene, can be assumed (THENIUS 1972). Anatomical and biochemical findings demonstrate a close systematic relation between Suidae (eight living species, HALTENORTH 1963) and Tayassuidae (three living species, WOODBURNE 1968; WETZEL et al. 1975) as has been described by different paleontologists (COLBERT 1955; ROMER 1966; THENIUS 1970). Subcutaneous and peritoneal fat of pigs and peccaries have similar fatty acid composition. These results of MATTSON et al. (1964) show a closer similarity between Suidae and Tayassuidae than between Tayassuidae and other artiodactyls. This is further exemplified by previous investigations (LANGER 1973, 1974 a) concerned with homologies of different stomach types in Artiodactyla. The gastric anatomy of the peccary is, however, more complex than that of the pig.

In this paper the macroscopic and microscopic anatomy of the stomach of *Dicotyles tajacu* is described and discussed in detail.

Review of literature

A monograph on the anatomy of the peccary was published by TYSON as early as 1683. This interesting work includes a short, but precise description of the stomach of this animal. However, still earlier reports on this subject must exist as TYSON (1683) cited publications of FALCOBURGIUS and GREW.

ALESSANDRINI (1857) refered to the digestive tract of the collared peccary only briefly, differentiating the three distinctive sacs, but not characterizing them in detail.

More recently STEWART (1964) described the anatomy of the alimentary tract of the collared peccary. He employed eviscerated organs for this description and named the different parts of the peccary stomach according to the gastric regions of the ruminants.

Other references to the digestive tract of the peccary can be found in papers that either deal mainly with other species (VROLIK 1843; CORDIER 1893) or with the comparative anatomy or histology of the stomach in vertebrates (CUVIER 1835; EDELMANN 1889; OPPEL 1896; PERNKOPF and LEHNER 1937; LANGER 1973, 1974 a, b).

[1] This study was supported by a grant of the Deutsche Forschungsgemeinschaft (La 325/2).

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 42—59

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Table 1

Investigated specimens of *Dicotyles tajacu*

No.	sex	age	body weight	date of death	collected		fixative	surface of gastric compartments (cm²)			
					location	investigator		ant. bls.	upp. bls.	p. and bj.	gld. sto.
1	♀	16 months	17.9 kg	19. 2. 1976	Tucson	Langer	CF				
2	♀	3 years	25.0 kg	1. 3. 1976	Tucson	Langer	CF				
2_1	♂	fetus (62 days)	16.4 g	1. 3. 1976	Tucson	Langer	CF	1.03	1.16	7.38	10.76
3	♀	3 years	26.9 kg	9. 3. 1976	Tucson	Langer	CF	214.87	171.33	346.21	182.68
4	♀	newborn	—	29. 7. 1893	Z. Berlin	MNB	A	8.04	7.64	8.71	16.00
5	♀	adult	—	23. 2. 1926	Z. Copen.	ZMC	A	327.10	179.70	387.30	183.20
6	?	—	—	—	Z. Copen.	ZMC	i. and d.				

Abbr.: A = alcohol; ant. bls. = anterior blindsac; CF = modified Millonig's formalin (Carson et al. 1973); gld. sto. = glandular stomach; i. and d. = inflated and dried; MNB = Museum für Naturkunde, Berlin; p. and bj. = gastric poch and blindsac junction; Tucson = experimental pen of the Arizona Cooperative Wildlife Research Unit, Tucson, Ariz.; upp. bls. = upper blindsac; Z. Berlin = Zoo Berlin; Z. Copen. = Zoo Copenhagen; ZMC = Universitetets Zoologiske Museum, Copenhagen.

Material and methods

Table 1 gives a compilation of data concerning investigated specimens. The stomachs of animals Nos. 4, 5 and 6 were eviscerated organs from collections of zoological museums. The anatomy of animals Nos. 1 to 3 were investigated in situ. They were made available by the Arizona Cooperative Wildlife Research Unit, Tucson. Before being prepared for dissection the animals were housed in pens and received a pelleted domestic swine food. Animal No. 2 had access to straw.

Six to ten liters of buffered formalin (Carson et al. 1973) were perfused into the vascular system of anesthetized animals via the left or right external carotid artery. Animals were fastened to a metal frame with twine or chains to assure an upright body position.

After sufficient fixation, lasting at least one day, the animals were dissected. The different steps of dissection were documented with the help of a 6 × 6 cm camera and 25 ASA film. Whenever a subsequent section of the gastrointestinal tract was opened, its contents were collected and mixed with the same volume of formalin. Each sampling was divided into two portions, one for determining particle size and particle gravity (Langer in press); the other half was sent to Dr. R. A. Prins, Utrecht, who determined volatile fatty acid composition (VFA) in the gastric contents. This rather crude method supplied data on the rations of VFA in different parts of the stomach.

Two fetuses were obtained from female No. 2. The gestation age was determined at 62 days according to Smith and Sowls (1975). One fetus (2_1) was dissected and photographed from the left side of its body. Abdominal organs from this fetus were sampled for histological serial sections. Sections 16 µm in thickness were cut. Every tenth section was stained according to Masson and Goldner and drawings were made with a thirteenfold magnification. To facilitate identification of the different gastric parts in the embryo, a reconstruction was drawn with the help of a "Perspectomat P-40"-apparatus (F. Forster, Schaffhausen, Switzerland). The areas and contours of the different gastric compartments were measured in the magnified drawings of the sections

with the MOP/AM 01-system (Kontron, München, FRG), an apparatus for quantitative picture analysis. From these measurements it was possible to calculate relative volume and relative surface area of different gastric compartments. The results were compared with measurements in newborn and adult collared peccaries previously published (LANGER 1973 and in press).

Additionally, the internal surfaces of the stomachs of adult animals were projected on paper and the paper surfaces were determined with the help of paper weight.

Material for histological purposes was taken from different parts of the digestive tract and stored in Carson's buffered formalin at 4 °C. This material was sectioned at 9 μm and stained with different methods.

Specimens of gastric regions with a squamous epithelium were dehydrated according to the critical-point method, sputtered with gold, and examined with a Philips scanning electron microscope 500.

The stomach of animal No. 3 was washed in running tap water for 24 hours, then filled with plastic foam. The openings necessary for emptying the different regions were then sutured. The organ was immersed in absolute isopropanol for one week, and thereafter dried at room temperature. With an oscillating saw small openings were cut into the gastric wall and the plastic foam was removed. The specimen revealed the internal differentiation of the stomach.

Results

Macroscopic anatomy

Externally four parts can be distinguished in the stomach of the peccary (Fig. 1). The nomenclature found in the literature is compiled chronologically in Table 2. It is neither clear nor consistent. In one case (TYSON 1683) the gastric compartments

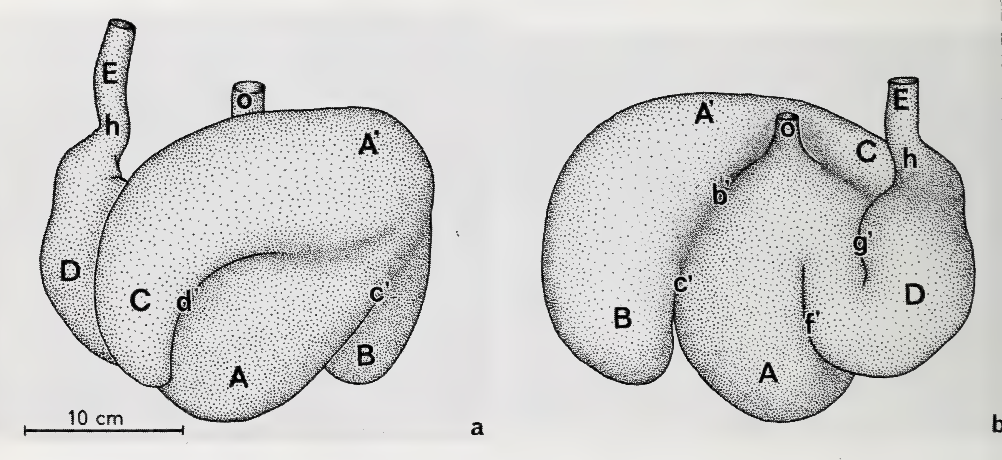


Fig. 1. Left cranio-dorsal (a) and right caudo-dorsal (b) aspect of the inflated and dried stomach of *Dicotyles tajacu* No. 6. Abbr.: A = gastric pouch; A' = blindsac junction; B = upper blindsac; C = anterior blindsac; D = glandular stomach; E = duodenum; O = esophagus; b' = fornical sulcus; c' = upper blindsac sulcus; d' = anterior blindsac sulcus; f' = ventral transverse sulcus; g' = dorsal transverse sulcus; h = pylorus

have been given numbers, in other cases their position in the right or left part of the abdominal cavity has been used as characterization (CUVIER 1835; VROLIK 1843). In still other cases (CORDIER 1893; STEWART 1964) names of the ruminant stomach regions have been employed.

The three gastric regions that can be homologized with fornix, corpus and hind-stomach are not identical with the gastric compartments that can be distinguished

Table 2

Nomenclature used by previous authors to describe different parts of the peccary stomach

FALCOBURGIUS (after TYSON 1683)	cornu in infima parte cornu in superiore parte			
GREW (after TYSON 1683)	cone cone	caecus ventriculus	venter magnus	
TYSON (1683)	horn horn	second stomach	first or middle stomach	third stomach
CUVIER (1835) VROLIK (1843)	poche conique en dessous poche conique en dessus	cul-de-sac gauche	cul-de-sac droit ou pylorique	
ALESSANDRINI (1857)	← tre sacci distinti →			
EDELMANN (1889)	blindsackartiger Anhang blindsackartiger Anhang	linker Sack	mittlerer Sack	rechter Sack
CORDIER (1893)	extremité libre extremité libre	cavité supérieure ou antérieure	cavité mediane=portion globulaire équivalent du rumen	cavité inférieure=troisième cavité équivalent de la caillette
PERNKOPF, LEHNER (1937)	linkes Divertikel rechtes Divertikel	mittlerer Anhang = Fundus	oraler Sack = Vordermagen	aboraler Sack = Hintermagen
STEWART (1964)	anterior diverticulum posterior diverticulum	rumen	reticulum	abomasum = gastric gland region
LANGER (1973, 1974 a, b) A[1]	Fornixregion=fornical region		Corpusregion= corpus region	Hintermagenregion=hindstomach region
B[2]	Parietalblindsack Visceralblindsack	M a g e n b e u t e l Verbindungsstück d. Magenbeutels		Drüsenmagen
this paper	anterior blindsac upper blindsac	g a s t r i c p o u c h blindsac junction of gastric pouch		glandular stomach

[1]A = Subdivisions according to gastric regions as they have been found during investigation of the muscular architecture of gastric wall.

[2]B = Subdivisions according to gastric compartments.

during macroscopic investigation (Langer 1973; 1974 a, b). The boundary between the fornix and the corpus is indistinct. The gastric pouch consists of parts from both regions. Also, in the glandular stomach the boundary between the corpus region and the hindstomach cannot be clearly determined without an examination of the tunica muscularis of the stomach wall.

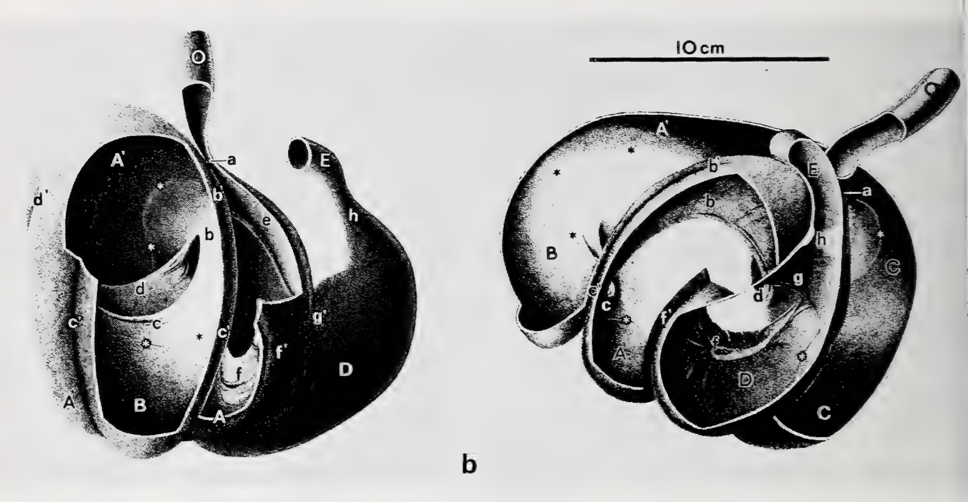


Fig. 2. Caudo-dorsal (a) and right dorsal (slightly caudal) (b) aspects of the dried and opened stomach of *Dicotyles tajacu* No. 3. Abbr.: A = gastric pouch; A' = blindsac junction; B = upper blindsac; C = anterior blindsac; D = glandular stomach; E = duodenum; O = esophagus; a = cardia; b = fornical fold; b' = fornical sulcus; c = upper blindsac fold; c' = upper blindsac sulcus; d = anterior blindsac fold; d' = anterior blindsac sulcus; e = ventricular sulcus; f = ventral transverse fold; f' = ventral transverse sulcus; g = dorsal transverse fold; g' = dorsal transverse sulcus; h = pylorus. Asterisks mark border between squamous and glandular epithelium

The gastric pouch (A in Fig. 2) represents the central compartment with other gastric parts situated around it. The esophagus (O) opens into this compartment. A ventricular sulcus (e in Figs. 2 a and 3 b) follows the lesser curvature of the gastric pouch from the cardia to the glandular stomach. An oval ostium with a diameter of 40 × 50 mm separates the gastric pouch from the glandular stomach (D). In the adult animal about 75 % of this latter compartment is lined with glandular epithelium. A ventral greater curvature as well as a dorsal lesser one can easily be distinguished. Perpendicular to the lesser curvature a transverse dorsal sulcus (g' in Fig. 2) and a corresponding fold (g) forms the dorsal contour of the ostium between gastric pouch and glandular stomach. A ventral transverse fold (f) and the corresponding sulcus (f') forms the ventral contour of the ostium. Both folds and sulci do not form a muscular ring, but rather two independent semilunar folds. The ventral transverse fold (f) is situated more to the gastric pouch, the dorsal transverse fold (g) more to the glandular stomach.

A fornical fold (b in Fig. 2), situated near the opening of the esophagus into the gastric pouch and perpendicular to the longitudinal axis of the stomach, divides the dorsal part of the pouch proper (A) from its blindsac junction (A'). A not very prominent fornical sulcus (b') can be seen externally. A wide opening between the gastric pouch proper and blindsac junction measures about 60 × 60 mm in diameter. The free edge of the cardiac fold (b) continues into folds between the blindsac

junction and the upper blindsac (B) as well as the anterior blindsac (C). The upper blindsac fold (c) and the anterior blindsac fold (d) correspond to sulci c' and d' These folds and sulci run parallel to the longitudinal axis of the stomach.

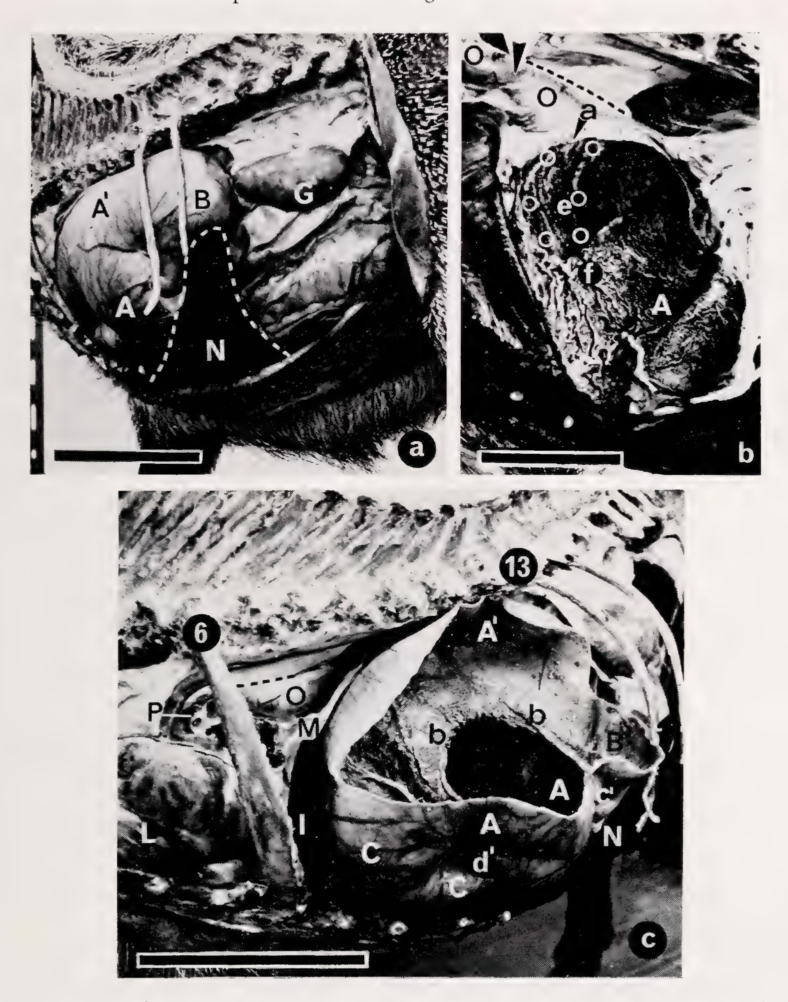
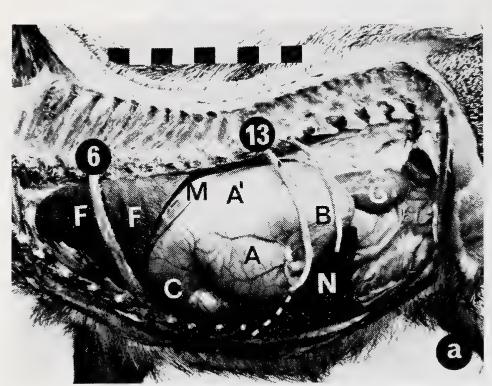


Fig. 3 a—c. a: Left caudo-dorsal aspect of abdominal situs of peccary No. 2. The last two ribs (Nos. 13 and 14) are not removed (Black scale: 10 cm). — b: Same animal as in a. Left aspect of the right wall of the opened gastric pouch (A) with ventral transverse fold (f), cardia (a) and ventricular sulcus (e), the lips of which are marked by three white circles each. The black broken line indicates the dorsal contour of the esophagus (O), the black arrow the position of the esophagus hiatus (the left part of the diaphragm has been totally removed) (Black scale: 5 cm). — c: Left cranio-dorsal aspect of the abdominal and part of the thoracal situs of Peccary No. 2 after removal of the left lung. Ribs Nos. 6 and 13 have been marked. The blindsac junction (A') of the gastric pouch (A) and the upper (B) as well as the anterior (C) blindsacs have been opened from dorsally. The black broken line separates the dorsal contour of the esophagus (O) from the descending aorta (Black scale: 10 cm). — Further abbr.: G = left kidney; I = liver; L = heart in pericardium; M = diaphragm; N = spleen; P = root of the left lung; b = fornical fold; c' = upper blindsac sulcus; d' = anterior blindsac sulcus

The stomach and its relation to other abdominal organs

As has previously been described (LANGER 1973), the stomach lies transversely in the abdomen. The most cranial part of the anterior blindsac is covered by the



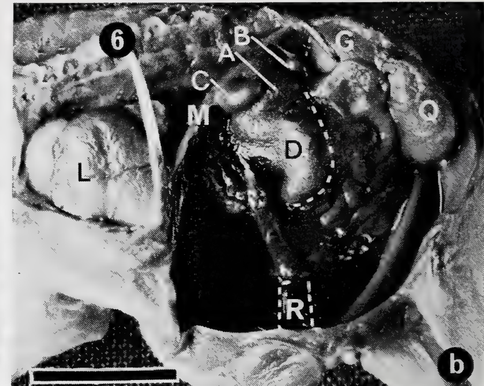


Fig. 4 a—b. a: Left aspect of the abdominal and thoracal situs of peccary No. 2. All ribs except Nos. 1, 6, 13 and 14 have been resected. (Ribs Nos. 6 and 13 have been marked.) The diaphragm (M) has been resected up to the basal border of the left lung (F). (Total scale 20 cm). — b: Left aspect of the abdominal and part of the thoracal situs of fetal peccary No. 2_1. The sixth rib is marked and the total liver has been removed. The testis (Q) is not yet descended. Note the remarkable differences in gastric proportions as compared with the adult animal in (a). The greater curvature of the glandular stomach (D) as well as the contours of the umbilical vein (R) are marked with white broken lines (Black scale represents 1 cm). Further abbr.: A = gastric pouch; A' = blindsac junction; B = upper blindsac; C = anterior blindsac; G = left kidney; L = heart in pericardium; N = spleen

left seventh rib and lies below the eighth thoracal vertebra (Fig. 4 a). The most caudal part of the upper blindsac lies caudal to the left fourteenth rib below the second lumbal vertebra. The glandular stomach is covered by the right eleventh and twelfth ribs and lies below the same numbered vertebra (Fig. 5 a). The ventral part of the gastric pouch (A) as well as the upper blindsac (B) touch the left abdominal wall (Figs. 3 a and 4 a). The anterior blindsac (C) lies in the left hypochondriac region. The dorsally situated blindsac junction (A') is covered by the left costal part of the cupula of the diaphragm (Fig. 4 a). Viewed from the left side of the animal the most dorsal part of the blindsac junction (A') covers the cardia. The region of the blindsac junction near the hiatus of the esophagus (black arrow in Fig. 5 b) is affixed to the diaphragm with the gastrophrenic ligament.

The anterior wall of the anterior blindsac (C in Fig. 3 c) lies in direct contact with the left lateral lobe of the liver (I in Fig. 3 c). The right wall of this blindsac as well as the anterior wall of the glandular stomach are in contact with the right medial and lateral lobe of the liver (Fig. 5 a and b).

The glandular stomach bends ventrally at the ostium connecting it with the gastric pouch, its greater curvature being the most ventral part of the stomach (Fig. 5 b). It lies in the epigastric and right hypochondriac region. From here the pyloric part of the glandular stomach turns dorsally and opens into the duodenum (E in Fig. 5 a and b). A thickening of the muscular wall, especially near the greater curvature can be seen, although a true pyloric torus is not present (LANGER 1973). The duodenum first bends dorsally, then in caudal direction at right angle. About 9 cm from the pylorus the bile and the pancreatic ducts open into the duodenum.



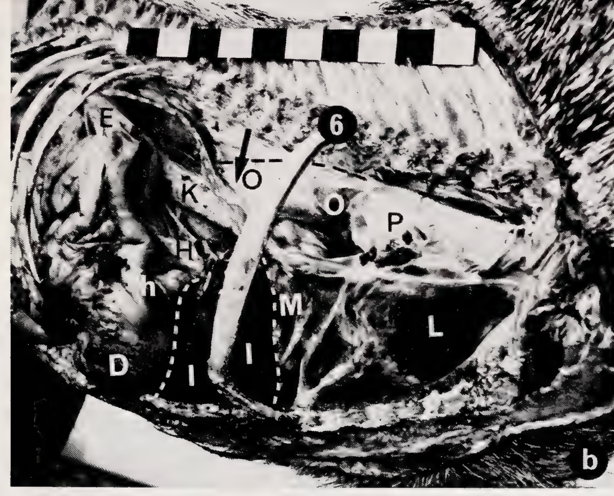


Fig. 5 a—b. a: Right aspect of the abdominal situs of peccary No. 3. Ribs Nos. 7 and 8 have been partly, ribs Nos. 9 to 12 totally removed. The diaphragm has been resected up to the basal border of the right lung (F) and is marked by a white broken line. The liver has been totally removed and the portal vessels of this organ (H) can be seen. White marks indicate the edges of the resected greater omentum. (Total lenght of scale 20 cm.) — b: Right and slightly cranial aspect of abdominal and thoracal situs of peccary No. 1 after removal of right lung and right lateral lobe of liver. The diaphragm (M) has been resected and the sixth rib has been marked. The black broken line indicates the dorsal contour of the esophagus (O). The position of the hiatus where this organ perforates the diaphragm has been marked with a black arrow. The glandular stomach (D) and the pylorus (H) lie in the right hypochondriac region. (Total length of scale 20 cm.) Further abbr.: C = anterior blindsac; D = glandular stomach; E = duodenum; G = right kidney; H = portal vessels of liver; I = liver; K = caudal vena cava; L = heart in pericardium; P = root of right lung

The dorsal end of the spleen touches the upper blindsac near its tip and caudal wall as well as the caudal wall of the gastric pouch (Fig. 3 a und 4 a). The broad ventral end of the spleen lies on the ventral abdominal wall near the ventral transverse sulcus (f' in Fig. 2) between the gastric pouch and glandular stomach.

Changes in relative surface area of different gastric compartments during ontogenetic development

It was possible to measure the inner surface of the different gastric compartments in four animals of different age. It was interesting that the results of measurements in adult animal No. 3 determined during the present investigation and animal No. 5 from an earlier publication (Langer 1973) varied only slightly; maximum differences of 7 % could be found in the anterior blindsac. Data are compiled in Table 1 and Fig. 6.

The combined forestomach regions in the collared peccary show an increase in surface area from 62 days of fetal age to birth and further on to adulthood. This means that at the same time the relative surface of the glandular stomach decreases.

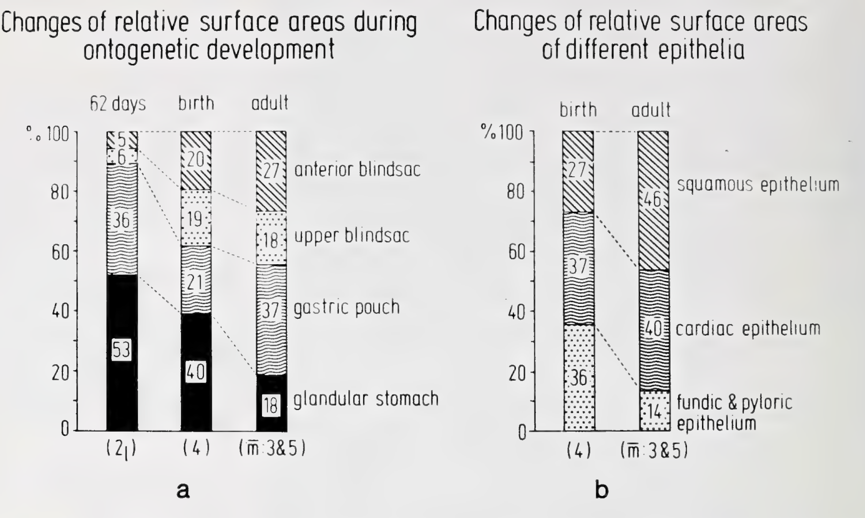


Fig. 6 a—b. a: Changes of relative surface areas of four gastric compartments of the collared peccary between 62 days of fetal age, birth and adulthood, expressed as percentage of these compartments as compared with the whole gastric surface. Values for the adult are means from animals Nos. 3 and 5. — b: Changes of surface areas of three groups of gastric epithelia between birth and adulthood are expressed as percentages of the whole gastric surface. In the fetus it was not possible to identify different types of epithelia

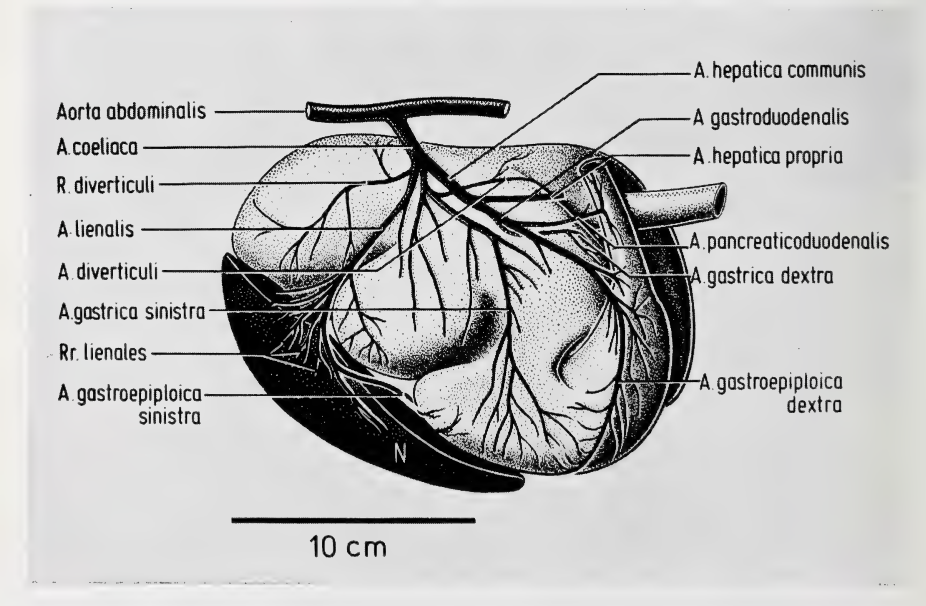


Fig. 7. Right caudo-dorsal aspect of the stomach and spleen (N) of *Dicotyles tajacu* No. 2. For orientation compare with Fig. 1b. Arteries were drawn from photographs and sketches made in situ during dissection

The gastric pouch of the adult peccary "returns" to the relative surface of a 62 day old fetus. There is a relative increase in the volume of both blindsacs between 62 days of fetal age and birth (Compare Fig. 4 a and b).

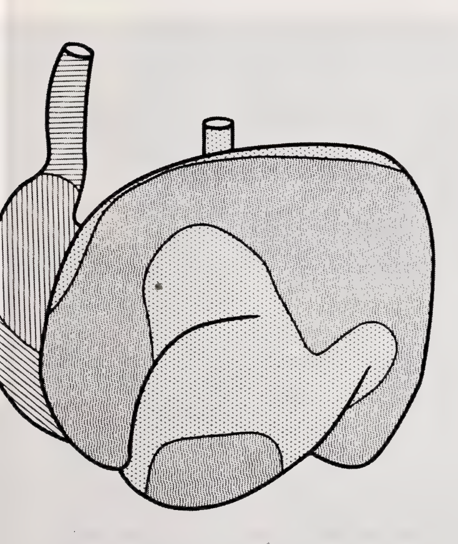
Arterial supply of the stomach

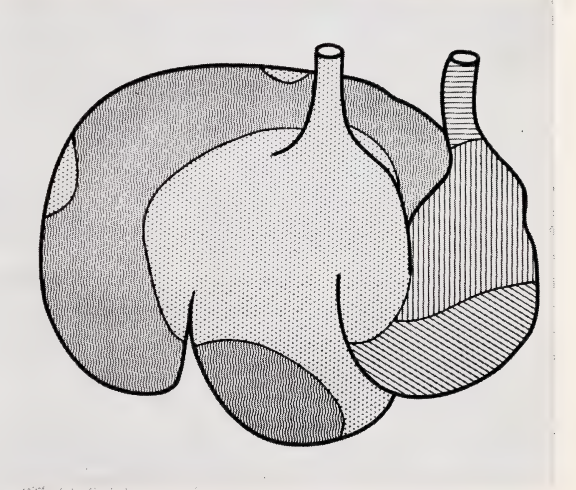
Although a short description of the arterial supply has been given (Langer 1973), new information was obtained during topographical dissection of peccary No. 2 (Fig. 7).

The coeliac artery divides into three major vessels: lienal, left gastric, and common hepatic arteries. A ramus branches off from the lienal artery and supplies the upper blindsac. Further distally rami branch off to the hilus of the spleen and a vessel with thicker caliber, the left gastroepiploic artery, runs to the ventral curvature of the glandular stomach. It forms an anastomosis with the right gastroepiploic artery.

The second branch of the coeliac artery is the left gastric artery. In the specimen described earlier (Langer 1973) the lienal as well as the left gastric artery jointly branched off from the coeliac artery. The diverticular artery, a branch of the left gastric artery, runs in the fornical sulcus (b' in Fig. 2b) to supply the blindsac junction and anterior blindsac. The left gastric artery supplies the visceral side of the gastric pouch and glandular stomach.

The third and very prominent branch of the coeliac artery is the common hepatic artery. Its first branch is the hepatic artery proper. Further distally it divides into the right gastric artery which supplies the hepatic side of the gastric pouch and into the gastroduodenal artery with its branches to pancreas and pylorus plus proximal duodenum. As mentioned above, the right gastroepiploic artery, coming out of the gastroduodenal artery, forms an anastomosis with the left gastroepiploic artery.





Types of epithelia
squamous; cardiac; fundic;
pyloric; duodenal.

Fig. 8. Distribution of the different types of epithelial lining in the stomach of the collared peccary. The right semi-schematic figure shows the right caudo-dorsal aspect of the stomach, the left figure the left side

Microscopic anatomy

The distribution of different types of epithelia lining the stomach of the collared peccary is shown in Fig. 8. Similar figures have already been published by EDELMANN (1889), PERNKOPF (1937), STEWART (1964) and LANGER (1973).

Extensive areas of the gastric pouch as well as of the blindsac junction and the proximal part of the glandular stomach are lined with squamous epithelium. On the other hand, parts of the two blindsacs and the most ventral region of the gastric pouch are lined by glandular epithelium of cardiac type. Fundic and pyloric epithelium can only be found in the glandular stomach.

Squamous epithelium

The squamous epithelium shows considerable variations in the different gastric regions. In the ventricular sulcus this epithelium is not cornified, the nuclei are located up to the superficial layer of the epithelium. This epithelium is very similar to the uncornified structure found in the esophagus. The squamous epithelium in the blindsac junction is uncornified as well as very thin (Fig. 9b and f).

In the dorsal part of the upper blindsac as well as in the ventral part of the gastric pouch near the border of the cardiac epithelium, a cornified squamous epithelium is found (Fig. 9e). However, the stratum granulosum is not present and swollen cells lie below the keratinized cells of the stratum corneum. In some cases strong bacterial infiltrations on the upper cell layers of the stratum corneum can be seen as described for ruminant forestomach epithelium (STEVEN and MARSHALL 1970). The histological texture of the epithelium in different gastric regions and different individuals is variable. In many cases it is not possible to differentiate the "stratum spinosum" from the "str. granulosum" and "str. lucidum". The term "str. transitionale" as it has been used in rumen epithelia of cattle (KAUFFOLD and PIATKOWSKI 1971; KAUFFOLD 1975) seems to be appropriate.

In the proximal part of the glandular stomach cornification was variable in both investigated animals. In animal No. 1 fed only with commercial swine pellets, weak cornification was found. In animal No. 2, however, with additional straw in its food, cornification was much stronger. In both animals the free edge of the fornical fold is a region strongly exposed to mechanical stress and the epithelium shows a strong cornification (Fig. 9a).

Measurements of epithelial thickness

Not only the degree of cornification, but also the total epithelial thickness is of importance in connection with the epithelium as a barrier between gastric lumen and blood vessels. Therefore, the shortest distances between the tips of the papillae of the lamina propria mucosae (where capillaries are located) and the epithelial surface were measured above 50 connective tissue papillae per region. The results are compiled in Fig. 10.

Glandular epithelium

In the cardiac epithelium found in the forestomach the glandular tubules vary considerable in length; being especially small in the ventral tip of the gastric pouch (Fig. 9c). The muscularis mucosae is often perforated by the glandular tubules which can extend down into the submucosa. The tubules are loosely arranged in the lamina propria and solitary lymphatic follicles can be found in this connective tissue.

Fundic (Fig. 9d) and pyloric epithelia show the same aspect as found in other mammals.

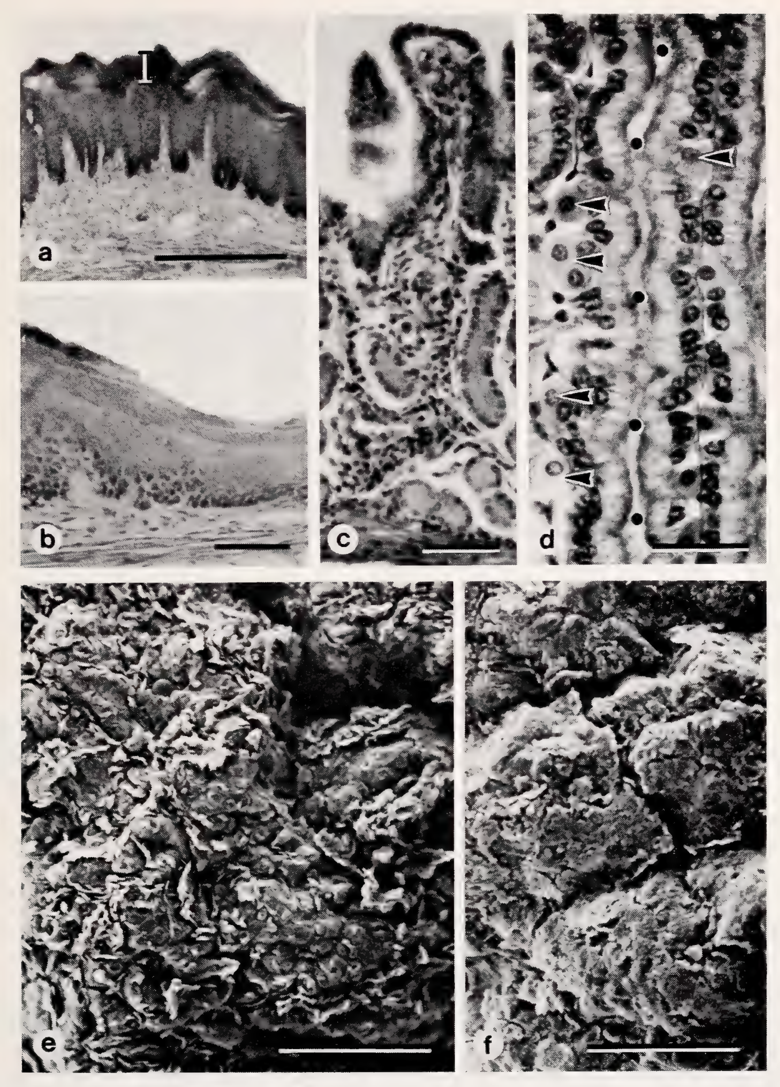


Fig. 9 a—f. a: Squamous epithelium near the edge of the cardiac fold of animal No. 2. Note the cornification (white vertical line) of the epithelium as well as its interdigitation with the lamina propria mucosae (Hematoxylin/Eosin. Scale represents 500 μm). — b: Squamous epithelium in the blindsac junction of animal No. 1. No cornfication can be seen and the epithelium shows only few interdigitations with the lamina propria mucosae. (Hematoxylin/Eosin. Scale represents 100 μm.) — c: Glandular lining of the ventral part of the gastric pouch of animal No. 1. The glandular tubules are convoluted and are not densely packed within the lamina propria mucosae. Crypts are often so wide that the surface appears papillated. (Masson/Goldner. Scale represents 100 μm.) — d: Fundic glands in glandular stomach of animal No. 1. Parietal cells are marked by arrows and the lumen of one of the densely packed glandular tubules is marked by black dots. (Masson/Goldner. Scale represents 50 μm.) — e: Scanning electron micrograph of the desquamating and cornified epithelium from the gastric pouch of animal No. 2. (Scale represents 500 μm.) — f: Scanning electron micrograph of squamous epithelium with little desquamation from the blindsac junction of animal No. 2. (Scale represents 500 μm.)

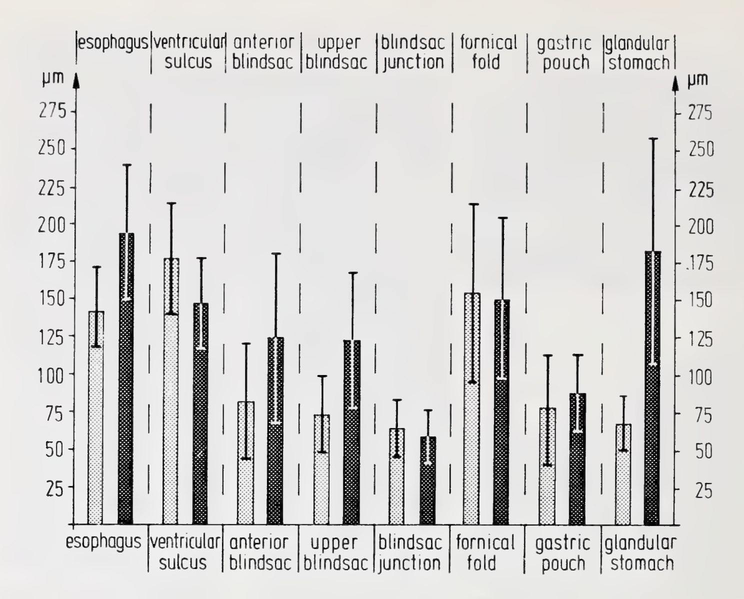


Fig. 10. Epithelial thickness and their standard deviations measured in animal No. 1 (fine stippled) and No. 2 (densely stippled). Per region 50 measurements were made between the tips of the papillae of the lamina propria mucosae and the epithelial surface

Fig. 7b shows the change of relative surface areas of different epithelia during ontogenetic development. The relative surface covered with squamous epithelium nearly doubles between birth and adulthood, the cardiac epithelium, however, remains almost constant.

Volatile fatty acids (VFA) in the gastric content

Results of the determination of VFA by Prins (pers. communication) are compiled in Table 3.

This table shows that

– in all three investigated animals VFA-concentration in the forestomach are higher than in the glandular stomach.
– molar percentages of acetic, propionic, butyric and valeric acids vary only slightly between the six regions (4 forestomach regions and 2 glandular stomach regions).
– acetic to propionic acid ratio (C_2/C_3) differs only slightly between forestomach and glandular stomach of the same animal (maximal deviation about 9%).
– in animal No. 2, fed straw in addition to swine pellets, the C_2/C_3-ration is higher.

Discussion

In *Dicotyles tajacu* the forestomach amounts to about 85% of the total stomach capacity (Langer, in press). This value is only slightly lower than the relative forestomach volume determined in ruminants (90% in sheep and 88–91% in cattle, Slijper 1946; Maynard and Loosli 1969). In the ruminant-like hippopotamus the forestomach amounts to 94% and 95% (Arman and Field, 1973; Langer 1975).

Tabelle 3

Volatile fatty acids in the stomach of the collared peccary

author	animal	type of food	VFA (mMol/l)		specimens	molar percentage of individual VFA					C_2/C_3	
			fore-stomach	gland. stomach		C_2	C_3	C_4	C_5	C_6	fore-stomach	gland. stomach
PRINS (pers. communication)	1	pellets	159.7	67.9	6 gastr. regions	40.9 ± 1.9	21.2 ± 0.9	26.5 ± 0.7	10.2 ± 1.9	1.3 ± 1.0	1.898	2.000
	2	pellets and straw	131.7	29.9	5 gastr. regions	39.9 ± 1.8	15.4 ± 0.9	32.3 ± 1.0	11.2 ± 1.1	1.2 ± 1.2	2.551	2.661
	3	pellets	165.5	89.5	6 gastr. regions	36.7 ± 2.9	22.4 ± 2.2	25.6 ± 1.3	11.4 ± 0.9	4.0 ± 0.9	1.693	1.551
HAYER (1961)	a	commercial supplement	92.4		whole stomach	36.5	19.6	37.5	6.4		1.862	
	b		85.9			34.2	21.5	33.5	10.9		1.591	
	c	prickly pear	176.5			45.3	36.3	16.6	1.3		1.248	
DYSON (1969)	$\overline{m}$ of 7 animals	pellets of ground milo and hay	43.7		7 different post-feeding periods	65.6 ± 6.0	24.6 ± 3.7	6.5 ± 1.6	1.7 ± 0.5		2.667	

A stomach with these quantitative characteristics is of adaptational advantage to an animal such as the collared peccary (LANGER, in press). Especially the effects of behavioral thermoregulation, with rather extended periods of rest in the shade and decreased times when food is taken up, make a storage room for foodstuffs advantageous. On the other hand, in peccaries the reduction of the particle size in foodstuffs is inefficient because "the reduced pinnation and altered orientation of the elevator muscles probably restrict the amount of masticatory torque" (HERRING 1975).

Microbial activity in the forestomach regions could possibly partly compensate for this inefficiency. PRINS (personal communication) did not find protozoa in the gastric contents of three collared peccaries. Although direct proof for the prescence of bacteria in the forestomach of the collared peccary has not been given, the analysis of volatile fatty acids (VFA) in the gastric content gave indirect evidence (Table 3). The total VFA-concentrations in the forestomachs of three peccaries determined by PRINS (personal communication) are slightly higher than those compiled by CHURCH (1969) for domestic ruminants. In the glandular stomach VFA-values are much lower than in the forestomach. One reason for this could be the absorption of VFA through the forestomach wall. It should be kept in mind that because of technical reasons the gastric content investigated by PRINS had to be treated with formalin (see Material and methods) and was not ideally suited for biochemical analysis.

It is remarkable that values for VFA-concentrations in the whole stomach of two peccaries investigated by HAYER (1961) and seven animals investigated by DYSON (1969) fed on "commercial supplement" or pellets together with milo and hay are lower than those by PRINS (pers. communication). In an animal feeding on prickly pear cactus HAYER (1961) found higher VFA-concentrations in the forestomach than PRINS in animal on swine pellets.

Molar percentages of individual VFA in gastric contents reflect the slightly different feeding regimes of animal No. 2, and the one hand, and animals Nos. 1 and 3, on the other. In addition to pelleted food, animal No. 2 had access to straw. It has been found by physiologists working with ruminants (reviews in CHURCH 1969; DEMEYER and GIESECKE 1973) that food rich in cellulose results in an increase in acetate or a higher acetate/propionate-ratio (C_2/C_3). If less cellulose and more starch is fed or if the material is pelleted, the concentration of propionic acid increases and C_2/C_3 decreases. These conditions can be found in the results obtained by PRINS (personal communication) in the collared peccary. No such differences, however, were demonstrated by HAYER (1961). DYSON (1969) administening food containing fiber, measured C_2/C_3-ratio somewhat higher than in animal 2 in the present study.

As has already been mentioned above, VFA as microbial fermentation products are likely to be absorbed through the forestomach epithelial lining. From about 60% at birth the forestomach surface as percent of total gastric surface increases to about 82% in adult animals (Fig. 7a). While cardiac epithelium remains nearly constant in relative surface, squamous epithelial surface increases considerably (Fig. 7b). The reason for this could be an increased mechanical stress from birth to weaning. Although it was not possible to obtain an idea of biochemical differentiation of the squamous epithelium, it seems at least possible that transepithelial transport takes place. Especially in the gastric pouch and in the blindsac junction where digesta are stored, epithelial thickness between 59 μm and 87 μm (Fig. 10) was almost identical with the epithelial thickness measured by LAUWERS (1973) in rumen (59 μm), reticulum (62 μm) and omasum (50 μm) of cattle. Regions with high mechanical stress such as the esophagus, ventricular sulcus and fornical fold

show much higher values (between 142 μm and 194 μm). These values are lower than the thickness of 302 μm in the esophagus of an adult cattle.

The question arises why the peccary stomach developed two prominent blindsacs with considerable volume. Do these areas show similar functional differentiations as the blindsacs found in the *Hippopotamus* (Langer 1975, 1976)? In this latter species it is very probable that the passage of digesta from the esophagus through the two blindsacs and the following gastric compartments successively make an intense microbial reduction of particle size probable (Langer 1976). In the *Hippopotamus* the different well developed gastric compartments are separated from each other by prominent folds. These folds probably reduce the passage rate of digesta through the stomach and make a polarized flow passing through all compartments successively very probable.

In the collared peccary folds between gastric compartments can be found as well. However, the openings between the chambers have a considerable diameter: 40 × 50 mm between gastric pouch and glandular stomach, and 60 × 60 mm between gastric pouch proper and blindsac junction. The rate of passage of digesta can be reduced by these folds. It is improbable, however, that they cause polarized flow and make the gastric content pass successively through all gastric compartments. It is probable that ingested food is transported into the gastric pouch first and from there, perhaps by contraction of the gastric wall, into the blindsacs. The more ventrally situated anterior blindsac is filled first, but it is uncertain whether the upper blindsac is filled in all cases. It is possible that a small amount of food and swallowed liquids bypass the forestomachs.

It is quite astonishing that the peccary, which can be easily held as an experimental animal, at least as long as it is young, has not been investigated more frequently, especially concerning gastric motility. Such investigations could result in a better understanding of forestomach function in general and the different strategies used by the artiodactyls to handle herbaceous food.

Acknowledgements

Dr. L. K. Sowls, Unit Leader, Arizona Cooperative Wildlife Research Urit, University of Arizona, Tucson, supplied three animals, instruments and relevant literature. His help and hospitality is gratefully acknowledged. Dr. R. B. Chiasson, Dr. J. N. Shiveley and Mr. N. E. Koelling, all of the University of Arizona, Tucson, aided in solving technical problems. Their cooperation was very important in the practical part of this work. I would like to thank Mr. J. Oppermann of the Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität in Berlin and Dr. F. W. Braestrup of the Universitetets Zoologiske Museum in Copenhagen who supplied specimens of stomachs of collared peccaries.

I am also indebted to Dr. R. L. Snipes of the Zentrum für Anatomie und Cytobiologie, Gießen, for his reading the manuscript as well as Miss D. Vaihinger and Mr. C. Thiele for the drawings.

Summary

A description of the macroscopic and microscopic anatomy of the stomach of the collared peccary as well as a description of its position within the abdomen and the arterial supply of the stomach is presented.

In addition to the glandular stomach with fundic and pyloric epithelium, a forestomach can be found. It is divided into a gastric pouch that is connected with a blindsac junction. This, in turn, gives access to two blindsacs. The forestomach regions are partly lined with squamous epithelium and partly with an epithelium of the cardiac type. A system of folds can be found within the stomach.

It was possible to investigate specimens of different ages from fetus to adult and to measure surfaces of different gastric compartments to determine their relative change during ontogenetic development.

The light microscopic description of the two types of forestomach epithelia suggested that a transepithelial transport takes place. Volatile fatty acids (VFA) as products of microbial metabolic activity can be found in the content of the forestomach. In this region VFA-concentrations are higher than in the glandular stomach. The reason could be the above mentioned transepithelial absorption of VFA.

The discussion of the results show that especially physiological findings are lacking to obtain a better understanding of forestomach function and the different steps of functional differentiations in the artiodactyls.

Zusammenfassung

Anatomie des Magens des Halsbandpekaris, Dicotyles tajacu (L., 1758) (Artiodactyla: Mammalia)

Es wird eine Beschreibung der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie des Magens des Halsbandpekaris sowie eine Beschreibung seiner Lage im Abdomen und die arterielle Versorgung des Magens gegeben.

Zusätzlich zum Drüsenmagen mit seinem Haupt- und Pylorusdrüsenepithel ist auch ein Vormagen zu finden. Er besteht aus einem Magenbeutel, der in ein Verbindungsstück übergeht, welches die Verbindung mit zwei Blindsäcken herstellt. Teilweise werden die Vormagenregionen mit einem Plattenepithel ausgekleidet, zum anderen Teil mit einem Epithel vom Cardiadrüsentyp. Ein Faltensystem ist im Inneren des Magens zu finden.

Es war möglich, Tiere verschiedenen Alters zu untersuchen, vom Foetus bis zum Adultus. Die Oberflächen der verschiedenen Magenabschnitte konnten ausgemessen und ihre relative Größenveränderung während der ontogenetischen Entwicklung ermittelt werden.

Die lichtmikroskopische Beschreibung der beiden Epitheltypen im Vormagen macht es wahrscheinlich, daß transepithelialer Transport stattfindet. Flüchtige Fettsäuren (FFS) als Produkte mikrobieller Stoffwechselaktivität können im Inhalt des Vormagens ermittelt werden. In dieser Region ist ihre Konzentration höher als im Drüsenmagen. Der Grund dafür könnte die schon erwähnte transepitheliale Absorption der FFS sein.

Die Diskussion der Ergebnisse zeigt, daß vor allem physiologische Befunde fehlen, um die Vormagenfunktion und die verschiedenen Stufen funktioneller Differenzierung bei den Artiodactyla besser verstehen zu können.

Literature

Alessandrini, A. (1857): Sunto di osservazioni spettati all'Anatomia del Pecari, *Dicotyles torquatus* Cuv. — *Sus tajassu* Linn. Mem. Accad. Scienze Instit. Bologna **8**, 27—49.

Arman, P.; Field, C. R. (1973): Digestion in the hippopotamus. E. Afr. Wildl. J. **11**, 9—17.

Carson, F. L.; Martin, H. H.; Lynn, J. A. (1973): Formalin fixation for electron microcopy: A re-evaluation. Am. J. Clin. Path. **59**, 365—373.

Church, D. C. (1969): Digestive physiology and nutrition of ruminants. Vol. 1: Digestive Physiology. Corvallis: O.S.U. Book Stores.

Colbert, E. H. (1955): Evolution of the vertebrates. New York: John Wiley and Sons.

Cordier, J. A. (1893): Recherches sur l'anatomie comparée de l'estomac des ruminants. An. Sci. Naturelles, Zool. 7 Sér. **16**, 1—128.

Cuvier, G. (1835): Lécons d'anatomie comparée. 2nd Edn., IV, 2, in: Duvernoy, G. L. (ed.). Paris.

Demeyer, D.; Giesecke, D. (1973): Abbau der Kohlehydrate und Biochemie der Gärung im Pansen. Pp. 135—167. In: Biologie und Biochemie der mikrobiellen Verdauung. Hrsg. von Giesecke, D., Hendrickx, H. K., München, Bern, Wien: BLV Verlagsges.

Dyson, R. F. (1969): Nutritional investigations with the collared peccary *(Pekari tajacu)*. Unpubl. M. Sc. thesis, Dept. Animal Sci., Univ. Arizona, Tucson.

Edelmann, B. (1889): Vergleichend anatomische und physiologische Untersuchungen über eine Region der Magenschleimhaut (Cardiadrüsenregion) bei den Säugethieren. Dtsch. Z. Thiermed. vergl. Path. **15**, 165—214.

Haltenorth, T. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. Pp. 1—167. In: Handb. d. Zool. **8**, 32. Lief. Ed. by Helmcke, J.-G., Lengerken, H. v., Starck, D., Wermuth, H.

Hayer, W. T. (1961): Cellulose digestion and volatile fatty acid production in the javelina. Unpubl. paper, Dept. Zool. Univ. Arizona, Tucson.

Hendey, Q. B. (1976a): The Pliocene fossil occurences in "E"quarry, Langebaanweg, South Africa. Ann. South Afr. Mus. **69**, 215—247.

— (1976b): Fossil peccary from the Pliocene of South Africa. Science **192**, 787—789.

Herring, S. W. (1975): Adaptations for gape in the hippopotamus and its relatives. Forma et Functio **8**, 85—100.

Kauffold, P. (1975): Strukturen und Funktionen der Pansenschleimhaut erwachsener Wiederkäuer und ihre Beeinflussung durch Ernährungsfaktoren. Pp. 62—113. In: Nährstoffverwertung beim Wiederkäuer. Ed. by Piatkowski, B. Jena: VEB Gustav Fischer.

— ; Piatkowski, B. (1971): Zur Morphologie der Pansenmukosa junger Wiederkäuer bei unterschiedlicher Fütterung. Arch. Tierern. **21**, 171—181.

Langer, P. (1973): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen der Artiodactyla (Owen, 1848). Gegenbaurs morph. Jahrb. **119**, 514—561, 633—695.

— (1974 a); Stomach evolution in the Artiodactyla. Mammalia **38**, 295—314.

— (1974 b): Fibrae obliquae als spezifische Strukturen von Fornix und Corpus. Untersuchungen an Paarhufer-Mägen. Verh. Anat. Ges. **68**, 757—763.

— (1975): Macroscopic anatomy of the stomach of the Hippopotamidae Gray, 1821. Zbl. Vet. Med. **C 4**, 334—359.

— (1976): Functional anatomy of the stomach of *Hippopotamus amphibius* L., 1758. South Afr. J. Sci. **72**, 12—16.

— : Adaptational significance of the forestomach of the collared peccary, *Dicotyles tajacu* (L., 1758) (Mammalia: Artiodactyla). Mammalia (in press).

Lauwers, H. (1973): Morfologische Bijdrage tot de kennis van het resorberend vermogen van rundervoormagen. Proefschrift, Fac. Diergeneeskunde, Rijksuniv. Gent.

Mattson, F. H.; Volpenhein, R. A.; Lutton, E. S. (1964): The distribution of fatty acids in the triglycerides of the Artiodactyla (even-toed animals). J. Lipid Res. **5**, 363—365.

Maynard, L. A.; Loosli, J. K. (1974): Animal Nutrition, 6th Edn. Cited from: Church, D. C.; Pond, W. G.: Basic animal nutrition and feeding. Corvallis: O and B Books.

Oppel, A. (1896): Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. I. Magen. Jena: Gustav Fischer.

Pernkopf, E. (1937): Die Vergleichung der verschiedenen Formtypen des Vorderdarmes der Kranioten. Handb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere **3**, 477—562.

— ; Lehner, J. (1937): Vergleichende Beschreibung des Vordermagens bei den einzelnen Klassen der Kranioten. Handb. d. vergl. Anatomie d. Wirbeltiere **3**, 465—466.

Romer, A. S. (1962): The vertebrate body. 3rd. Edn. Philadelphia, London: W. B. Saunders.

Slijper, E. J. (1946): Die physiologische Anatomie der Verdauungsorgane bei den Vertebraten. Tabulae Biologicae **21**, 21—25.

Smith, N. S.; Sowls, L. K. (1975): Fetal development of the collared peccary. J. Mammal. **56**, 619—625.

Steven, D. H.; Marshall, A. B. (1970): Organization of the rumen epithelium. Pp. 80—100. In: Physiology of digestion and metabolism in the ruminant. Ed. by Phillipson, A. T. Newcastle upon Tyne: Oriel Press.

Stewart, J. A. (1964). The anatomy of the alimentary tract of the javelina *Tayassu tajacu*. Unpubl. M. Sc. thesis, Dept. Zoology, Univ. Arizona, Tucson.

Thenius, E. (1970): Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). Z. Säugetierkunde **35**, 321—342.

— (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena: VEB Gustav Fischer.

Tyson, E. (1683): *Tajacu* seu *Aper mexicanus moschiferus*, or the anatomy of the Mexico musk-hog. Philosoph. Transact. **153**, 359—385.

Vrolik, W. (1843): Recherches d'anatomie comparée sur le *Babyrussa*. Nieuwe Verh. K. Ned. Inst. Wetensch. 1. Klasse, Amsterdam, **10**, 207—248.

Wetzel, R. M.; Dubos, R. E.; Martin, R. L.; Myers, P. (1975): Catagonus, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. Science **189**, 379—380.

Woodburne, M. O. (1968): The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary, and its bearing on classification. Mem. South. Calif. Acad. Sci. **7**, 1—48.

Author's address: Dr. Peter Langer, Zentrum für Anatomie und Cytobiologie, Justus-Liebig-Universität Gießen, Aulweg 123, D-6300 Gießen, FRG.

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Pipistrellus nathusii (Keyserling und Blasius, 1839) in Griechenland und Bemerkungen zu einigen weiteren Arten (Chiroptera: Vespertilionidae)

Von H. Pieper

Aus dem Geol.-Paläontologischen Institut der Universität Kiel

Eingang des Ms. 2. 9. 1977

In ihrer Zusammenstellung der griechischen Fledermausarten schrieben van Laar und Daan (1964) bei der Rauhhautfledermaus: „Literature confirming the occurrence in continental Greece, as supposed by Van den Brink (1955) could not be found."

Bei drei weiteren Arten *(Plecotus auritus, Vespertilio murinus* und *Nyctalus leisleri)* konnten die genannten Autoren ebenfalls keine Literaturbelege für das Vorkommen in Griechenland auffinden. Bereits früher hatte ich (Pieper 1966) darauf hingewiesen, daß eine Nachsuche im älteren Schrifttum, das van Laar und Daan nicht berücksichtigt haben, wahrscheinlich Aufschluß über die gesuchten Nachweise geben würde. Die drei zuletzt erwähnten Arten wurden von Winge (1882) mit dem Fundort Dekelia/Attika publiziert. Eine Nachuntersuchung des Materials (das *Plecotus*-♂ war im Zool. Mus. København nicht mehr auffindbar) ergab, daß die Serie von *„Vespertilio murinus"* aus Exemplaren von *Myotis myotis* und *M. blythi* besteht, und daß die Determination von *N. leisleri* richtig ist. Demnach waren, wie ich 1966 vermutet hatte (s. auch Kock 1974), sowohl *V. murinus* wie auch *Pl. auritus* vorerst aus der Liste der griechischen Säugetiere zu streichen; letztere Art wurde jedoch neuerdings in Kreta nachgewiesen (Pieper 1977).

Was das angebliche Vorkommen von *Pipistrellus nathusii* in Griechenland betrifft, so konnte ich feststellen, daß Ryberg (1947) einen Fundort auf seiner Ver-

Tabelle

Maße griechischer *Pipistrellus nathusii* (in mm)

	Mesolongi	Nimfopetra
Größte Schädellänge	13,4	
Condylobasallänge	12,9	
Mastoidbreite	7,6	
Interorbitalbreite	4,1	
Breite über den oberen Canini	4,1	
Breite über den M^3	5,3	
Länge der maxillaren Zahnreihe	5,8	5,9 (Alv)
Länge der Mandibel	9,3	9,3; 9,5
Länge der mandibularen Zahnreihe	6,2	5,6 (Alv); 5,8 (Alv)

Die Jochbogenbreite war nicht meßbar und die linke Mandibel von Nimfopetra unvollständig erhalten.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 60—61

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

breitungskarte verzeichnet hat. Durch OGNEV (1928, engl. 1962) erhielt ich den Hinweis darauf, daß sich diese Angabe in der Arbeit von KOLENATI (1856) findet. Dieser stützt sich dabei auf WAGNER (1840) und dessen Beschreibung von *Vesperugo ursula* von der Peloponnes, welchen KOLENATI für synonym mit *nathusii* hielt. Nach KOCH (1863), ELLERMAN u. MORRISON-SCOTT (1951) u. a. gehört dieser jedoch zu *Pipistrellus kuhli* (KUHL, 1819). Damit war auch *P. nathusii* vorerst nicht aus Griechenland belegt.

In neuerer Zeit wurde die Art erst wieder von PANYUTIN 1968 (zitiert nach STRELKOV 1969) für dieses Land angeführt: Ein in der Provinz Woronesch beringtes ♀ wurde am 8. 4. 1963 in Kavalla/Makedonien (nicht Thrakien, wie ROER 1974 irrtümlich meint) wiedergefunden.

Nachfolgend möchte ich zwei weitere neue Funde bekanntgeben: 1 ♀ leg. O. VON HELVERSEN, det. V. AELLEN, 3. 4. 1962 Mesolongi (Ätoloakarnanien). 1 Oberkiefer-Fragment und 3 (1 l, 2 r) Mandibeln leg. H. PIEPER, 5. 5. 1977 Nimfopetra am Westufer des Volvisees (Makedonien) in Gewöllresten des Steinkauzes *(Athene noctua).* (Maße s. Tab.)

Unter insgesamt 86 Kleinsäugern waren 4 Fledermäuse (4,7%); außer den beiden *nathusii* noch je 1 *Pipistrellus kuhli* und *Myotis blythi.*

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Dr. H. J. BAAGØE, KØBENHAVN, für die Zusendung des Originalmaterials von WINGE, Herrn Dr. O. VON HELVERSEN, Freiburg, für die Erlaubnis, seinen unveröffentlichten *nathusii*-Nachweis publizieren zu dürfen und Herrn Dr. D. KOCK, Frankfurt/M., für Literatur-Auskunft.

Literatur

BRINK, F. H. VAN DEN (1955): Zoogdierengids van Europa ten westen van 30° oosterlengte. Amsterdam und Brüssel.

ELLERMAN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. London.

KOCH, C. L. (1863): Das Wesentliche der Chiropteren mit besonderer Beschreibung der in dem Herzogthum Nassau und den angränzenden Landestheilen vorkommenden Fledermäuse. Jb. Ver. Naturk. Nassau **17/18,** 261—593.

KOCK, D. (1974): Zur Säugetierfauna der Insel Chios, Ägäis (Mammalia). Senck. biol. **55,** 1—19.

KOLENATI, F. A. (1856): Europa's Chiroptern. Allg. dtsch. naturhist. Z., N.F., **2,** 121—133, 161–192.

LAAR, V. VAN; DAAN, S. (1964): On some Chiroptera from Greece. Beaufortia **10,** 158—166.

OGNEV, S. I. (1928, engl. 1962): Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Jerusalem.

PANYUTIN, K. K. (1968): (New full data on the results of the bat ringing in the Voronezh nature reserve.) Sbornik "Migratsii zhivotnykh" **5,** 182—184.

PIEPER, H. (1966): Über einige bemerkenswerte Kleinsäuger-Funde auf den Inseln Rhodos und Kos. Acta Biol. Hell. **1,** 21—28.

— (1977): Fledermäuse aus Schleiereulen-Gewöllen von der Insel Kreta. Z. Säugetierkunde **42,** 7—12.

ROER, H. (1974): Die Rauhhautfledermaus *(Pipistrellus nathusii)* in Mitteleuropa. Myotis **11** (für 1973), 18—27.

RYBERG, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. Stockholm.

STRELKOV, P. P. (1969): Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union. Acta zool. Cracov. **14,** 393—440.

WAGNER, J. A. (1840): In SCHREBER, J. C. D. v.: Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. (Suppl.), 1. Leipzig.

WINGE, H. (1882): Om graeske Pattedyr, samlede af L. MÜNTER. Med Bemaerkninger om Familierne Soricidae, Mustelidae, Muridae og Myoxidae. Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 1881 (1882), 7—59.

Anschrift des Verfassers: Dr. HARALD PIEPER, Geol.-Paläont. Institut und Museum, Universität Kiel, Olshausenstraße 40—60, D-2300 Kiel

Nachweis der Sandkatze (*Felis margarita harrisoni* Hemmer, Grubb und Groves, 1976) in Jordanien

Ergebnisse der Reisen von R. Kinzelbach in Länder des Nahen und Mittleren Ostens, Nr. 1

Von H. Hemmer

Institut für Zoologie der Johannes-Gutenberg-Universität, Mainz

Eingang des Ms. 1. 8. 1977

In den letzten Jahren wandelte sich die Kenntnis der Verbreitung der Sandkatze (*Felis margarita* Loche, 1858) vom Bild einer zunächst als zwei getrennte Arten (*F. margarita* und *F. thinobia*) aufgefaßten Form in weit voneinander entfernten Arealen Nordafrikas und Mittelasiens zum Bild einer im gesamten Gürtel der Eremialzentren am Südrand der Westpaläarktis weit verbreiteten Art (Lay et al. 1970; Hemmer 1974 a, b, Hemmer et al. 1976; Schauenberg 1974). Wie Hemmer et al. (1976) darstellten, läßt sich ihre intraspezifische Variabilität taxonomisch mit der Aufteilung in 4 Subspezies fassen, nämlich *F. m. margarita* Loche, 1858 im Raum der Westsahara, *F. m. harrisoni* Hemmer, Grub und Groves, 1976 auf der arabischen Halbinsel, *F. m. scheffeli* Hemmer, 1974 in der Nushki-Wüste Pakistans und *F. m. thinobia* (Ognev, 1926) in den Wüstengebieten Sowjetisch-Mittelasiens. Hiervon ist bislang die arabische Form am dürftigsten belegt. Mehrere Funde kommen aus dem südlichen und östlichen Teil der arabischen Halbinsel, während aus dem Nordwestraum lediglich ein Einzelstück von der Sinai-Halbinsel bekannt wurde. Letzteres konnte mangels Kenntnis seiner diagnostisch wichtigen Schädelmerkmale nur provisorisch der Form *F. m. harrisoni* zugeordnet werden (Hemmer et al. l.c.).

Ausgehend von dieser unbefriedigenden Situation bat der Verfasser Herrn Prof. Dr. R. Kinzelbach (Institut für Zoologie der Universität Mainz), im Rahmen einer von ihm im März/April 1977 durchgeführten Nahost-Exkursion in Wüstenregionen besonderes Augenmerk auf eventuelle Felidenreste zu richten. Der Erfolg stellte sich tatsächlich prompt ein. Unter 2 aus dem Wüstenterritorium Südjordaniens mitgebrachten, trocken-mumifiziert aufgefundenen Stücken befand sich neben dem Kopf einer im Schädelbau perserkatzenähnlichen Hauskatze die Teilmumie einer Sandkatze, für deren Überlassung Herrn Prof. Kinzelbach an dieser Stelle bestens gedankt sei.

Das in weiten Partien des Rückens und der Flanke erhaltene hell-sandfarbene Fell läßt infolge starker Sonnenausbleichung keinerlei Aussagen über eventuelle Zeichnungsmuster mehr zu, entspricht hinsichtlich seiner Struktur aber gut den Fellen von Sandkatzen anderer Herkunftsgebiete. Der Schädel erwies sich bei der Präparation als infolge äußerer Gewalteinwirkung im Schnauzenbereich stark zerstört, so daß die Längenmaße nicht mit voller Genauigkeit zu rekonstruieren sind; alle diagnostisch wesentlichen Teile sind voll erhalten (s. Abb.).

In seinen großen Absolutmaßen reiht sich der nach Ausweis des Suturenschlusses und der Zahnabkauung jung adulte Schädel in die Variationsbreite der ♀♀ von *F. m. margarita* und *F. m. scheffeli* ein, während er allen bisher bekannten ♂♂-

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 62—64

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Schädel von *Felis margarita harrisoni* aus dem Wadi Ram, Süd-Jordanien

Tabelle

Maße des Sandkatzenschädels aus dem Wadi Ram

Größte Schädellänge	ca. 83	
Condylobasallänge	77—78	(75—76[1])
Basallänge	72—73	(70—71[1])
Jochbogenbreite	ca. 61	
Breite über Caninalveolen	ca. 20	
Postorbitalbreite	32,5	
Hirnschädelbreite	43	
Bullalänge	24,0	
P^4-Länge	11,6	
Hinterhauptshöhe	12	
Hirnschädelkapazität	29 cm^3	

[1] Messung nicht vom Prosthion, sondern vom Orale, zur Vergleichbarkeit mit den betr. Maßen bei Hemmer, Grubb und Groves (1976).

Schädeln gegenüber deutlich kleiner ist (s. Tab.). Es könnte sich daher um den Rest eines ♀ handeln, wobei allerdings zu beachten ist, daß das Tier noch nicht seine vollen Endmaße erreicht haben dürfte. Gegenüber den ♀♀ von *F. m. margarita* und *F. m. scheffeli* besitzt der Schädel längere P^4, gegenüber den ♀♀ von *F. m. scheffeli* ein höheres *Occiput,* gegenüber denjenigen von *F. m. margarita* größere *Bullae.* Er erfüllt damit die diagnostischen Kriterien, wie sie von Hemmer et al. (l.c.) für die arabische Form *F. m. harrisoni* erstellt wurden. Die Schädellänge von 83 mm übertrifft diejenige des einzigen bisher bekannt gewordenen ♀-Schädels von *F. m. harrisoni* (Schauenberg 1974: 76,5 mm; Herkunft: Qatar) allerdings beträchtlich. Der von Hemmer et al. (l.c.) diskutierte Größenunterschied der Geschlechter nähert sich mit diesem Stück für *F. m. harrisoni* jedenfalls stärker dem für *F. m. margarita* gefundenen Verhältnis an, gleichwohl, ob es sich nun tatsächlich um ein großes ♀ oder um ein sehr kleines ♂ handelt.

Der Fundort befindet sich im Wadi Ram, 3 km N Ram (29°38'N, 35°24'O). Der Grund dieses Wadis (ehemaliger Fjord) ist mit stellenweise dünenartig zusammengewehtem Sand bedeckt, an Bewuchs existiert lockeres Trockenbuschwerk von etwa 1 m Höhe; beidseits des Wadis stehen kaum bewachsene Felsformationen mit Schluch-

ten und Spalten (Kinzelbach, mündl. Mitt.). Das für *F. margarita* hier verfügbare Habitat entspricht damit gut dem von anderen Populationen der Art her bekannten Bild einer Wüstenlandschaft mit sowohl kompakten Boden, als auch sandigen Dünenplätzen.

Literatur

Hemmer, H. (1974 a): Studien zur Systematik und Biologie der Sandkatze (*Felis margarita* Loche, 1858). Z. Kölner Zoo **17**, 11—20.

— (1974 b): *Felis margarita scheffeli*, eine neue Sandkatzen-Unterart aus der Nushki-Wüste, Pakistan. Senckenberg. biol. **55**, 29—34.

Hemmer, H.; Grubb, P.; Groves, C. P. (1976): Notes on the Sand Cat, *Felis margarita* Loche, 1858. Z. Säugetierkunde **41**, 286—303.

Lay, D. M.; Anderson, J. A. W.; Hassinger, J. D. (1970): New records of small mammals from west Pakistan and Iran. Mammalia **34**, 98—106.

Schauenberg, P. (1974): Données nouvelles sur le chat des sables «*Felis margarita*» Loche, 1858. Revue suisse Zool. **81**, 949—969.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Helmut Hemmer, Institut für Zoologie, Johannes-Gutenberg-Universität, Saarstraße 21, D-6500 Mainz

BEKANNTMACHUNG

Einladung

Die 52. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. findet auf Einladung unserer im Senckenberg-Museum, im Zentrum der Morphologie der Universität und im Zoologischen Garten tätigen Kollegen vom Montag, dem 2. Oktober 1978, bis zum Freitag, dem 6. Oktober 1978, in Frankfurt am Main statt.

Am Anreisetag, dem 2. Oktober, treffen sich die Teilnehmer um 19 Uhr zu einem Begrüßungsabend. Eine Reihe von Vorträgen wird sich mit der Biologie der Meeressäugetiere befassen. Die Tagung wird durch eine ganztägige Exkursion am 6. Oktober beschlossen. Das Programm wird allen Mitgliedern der Gesellschaft rechtzeitig vor der Tagung zugesandt.

Alle Interessierten sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich an den 1. Vorsitzenden, Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover, zu wenden.

Bitte melden Sie Vorträge für die Tagung, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollen, möglichst frühzeitig, spätestens aber bis zum 15. Juni 1978, beim Geschäftsführer der Gesellschaft, Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen, an.

Alle den Tagungsort betreffenden und organisatorischen Fragen beantwortet Prof. Dr. Milan Klima, Zentrum der Morphologie der Universität, Theodor-Stern-Kai 7, D-6000 Frankfurt am Main 70.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

IN[illegible]NATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Vol. 43 (2), 65-128, 1978 ISSN 0044-3468

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 178,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 32,60 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

 — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei GmbH & Co. KG., Uelzen

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 2, 65-128
ASTM-Coden: ZSAEA7 43 (2), 65-128 (1978)

Mit drei Beilagen des Verlages Paul Parey

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY
(DEUTSCHE GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE)
VERLAG PAUL PAREY, HAMBURG AND BERLIN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS (1978)

I. General

This Journal is the organ of the German Society of Mammalogy. Copyright is owned by the publishers, Verlag Paul Parey, Hamburg and Berlin.

The Journal promotes the advancement of mammalogy, in accordance with the statutes of the German Society of Mammalogy as of October 6., 1965. The Journal publishes original papers and shorter communications on any aspect of mammalogy in the widest sence of the term; reviews of the most important current publications; as well as announcements of the German Society of Mammalogy. Papers are published in German, English or French. The Journal appears six times a year with 64 pages to each issue.

II. Submission and acceptance of manuscripts

Manuscripts for publication should be sent to one of the editors or to the editorial office of the Journal, c/o Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71.

Acceptance of manuscripts for publication is decided as laid down in the regulations prescribed by the German Society of Mammalogy. Date of receipt of a manuscript, which is given upon publication of a paper, is understood to be the date of first receipt by the editorial office, independent of whether the manuscript must be returned to the author for revision. When revision is necessary, a longer delay between first receipt and the revised manuscript being sent to the printer is inevitable.

Correspondence concerning technical questions arising during printing should be sent to the publishers,

Paul Parey
Spitalerstrasse 12
D-2000 Hamburg 1

III. Requirements for manuscripts

1. Form

Manuscripts are to be submitted in duplicate in one of the official languages of publication. They must be typewritten, if possible on DIN A 4 (format paper 21×29.7 cm), with a left-hand margin of 4 cm, and double spaced. Each original contribution must be accompanied by a German summary (in the case of French-language manuscripts, also with a French summary). In each case the summary should not exceed a length of 20 lines of 60 strikes each. In addition, each original contribution should be preceded by an English abstract of at the most 200 words. With French and German language papers, an English version of the title should also be given. For the preparation of abstracts, the requirements laid down on page 6 of these instructions should be complied with.

Shorter communications have neither summary nor abstract.

At the head of the manuscripts, besides the name(s) of the author(s), the official and unabbreviated address of the institution, where the work was carried out, should be given. At the end of the manuscript, the full address(es) of the author(s) should be given.

Names of authors associated with literature citations in the text should be underlined in pencil. They will be printed in small capitals in the published paper.

Names of a genus, a species, and a subspecies are to be indicated with a wavy line and will be printed in italics. The scientist's name who first described the scientific item should not be underlined and will be set in lower case.

Each original paper should, as a rule, be devided into an Introduction; Material and methods; Results; Discussion; Summary; and References.

In the margin of the manuscripts the desired position of each figure and table should be indicated.

2. Length of manuscripts

a. Original contributions should not exceed 30 manuscript pages including figures, tables and references.

b. Shorter communications should not exceed three manuscript pages including figures, tables and references.

Shorter communications can be published with priority.

3. Illustrations

The number and size of figures must be strictly limited to the essential minimum. As originals, sharp, high contrast, photographically reproducable copies must be submitted with the manuscript. The size of the final reproduction will be decided by the publisher, although the author's wishes will be taken into consideration as far as possible. On the backs of the figures the name of the author and of the Journal are to be written in pencil.

Each figure must be accompanied by a legend. The text of the legends should be typed one after the other on a separate sheet. Figures should be numbered. References to the figures in the text should be to the figure number (and not to the page on which the figure appears). Lettering on the figures should be large enough so that after reduction it still remains readable. All figures should have uniform lettering.

If figures are taken from other publications, the source must be given.

Later alteration of printing blocks is not possible.

Originals of figures will be returned to the authors together with the proofs.

4. Tables

The number of tables must be restricted to the absolute minimum. Necessary tables must be numbered and be provided with a title. When tables are reproduced from other publications, the precise source must be given.

In tables and legends the symbols that are used must be able to be set in type.

Illustration of a specific statement by both tables and figures (line drawings) is not permissible.

5. References

Each original contribution, and as a rule also shorter communications, should have a bibliography that includes and is limited to the publications cited in the text. The name of a journal in which a paper appears should be given in abbreviated form as it appears on the cover of the journal concerned. If the title is not abbreviated DIN standard No 1502 with supplement should be consulted. A copy may be obtained from the publishers on request. The references should be in alphabetical order of the names of the authors, and should give the full title of the paper. Anonymous contributions should be cited at the beginning of the bibliography.

Each reference should be drawn up as the examples given below:

a. From journals:

King, J. A. (1958): Maternal behaviour and behaviour development in two subspecies of *Peromycus maniculatus*. J. Mammal. **39**, 177–190.

b. From books or other non-serial publications:

Maximov, A.; Bloom, W. (1947): A textbook of histology. Philadelphia, London: W. B. Saunders Co.

c. From reference book contributions:

Stell, F. F. (1971): Mechanisms of synaptic transmission. In: Neurosciences Research. Ed. by S. Ehrenpreis. New York, London: Academic Press. Vol. 4, 1–27.

d. An unpublished work should only be cited when it has been accepted for publication, and then together with the name of the journal in which it has been accepted. For example:

Ferns, P. N. (1977): Trap mortality in *Microtus agrestis* (L.). Z. Säugetierkunde (in press).

In the running text, citations should be made as in the following examples: Beroks and Bode (1969), or (Richter 1971, 1973; Starck and Schneider 1971).

With up to two authors, the names should be given; with more than two authors the name of the first author should be given followed by, et al.

6. Units of measurement

All units of measurement must follow the SI system (consult the pamphlet, Gesetz über Einheiten im Meßwesen). A copy may be obtained from the publishers on request.

Concentrations of solutions may be given as molar or normal concentrations. All other concentrations are expressed as percentages.

7. Nomenclature

All biological names should conform to the most recent international conventions concerning nomenclature. Chemical formulas should be written on one line and follow the nomenclature of the Chemical Society (J. Chem. Soc. 1067, 1936). Enzymes should be in international units as in Enzyme Nomenclature (Elsevier Publishing Co., 1965), and references to amino-acids should follow the recommendations given in Biochemical Journal 52,1 (1952). With other commercially available substances and reagents, the name and address of the manufacturer or whole sale distributor should be given when the substance is first mentioned in the text.

8. Abbreviations

Abbreviations of biological, chemical or other terms should only be used when such abbreviations are unambiguous and internationally recognised. In any case, the first time an abbreviation is used the full name must also be given.

IV. Conditions of publication

Publication in this Journal is carried out under the following conditions:

1. The work has not been published elsewhere. Theses and examination papers are not considered as publications in this sense.

2. With the acceptance of a manuscript for publication in the Journal, the publishers acquire the exclusive copyright together with exclusive reprint, translation and other reproduction rights for the legal duration of such copyrights.

3. The publishers provide the author(s) with 50 reprints of each paper free of charge. Further requirements will be charged for. Orders for reprints must at the latest accompany return of the corrected proofs by the author.

4. On sale of reprints to commercial firms the author(s) receive a commission of 10 % of the proceeds.

5. Proceeds resulting from the sale of reproduction or translation rights will be devided in equal parts between author(s) and publishers.

6. The authors have a legal claim as set out in § 54, Art. 2, of the copyright laws of Germany, on proceeds arising from duplication for commercial purposes, in which the paper is duplicated photomechanically or by other means for use within a commercial concern. The author is represented for this purpose by the publishers, who are obliged on their part to forward such claims – which are only collectively applicable – to the Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, Frankfurt am Main. Payment for such claims is based on existing agreements with the trades associations concerned. The distribution of fees is determined by the German Patent Office as authorised representative of the GmbH. After subtraction of administrative costs, profits will be divided in equal parts between the authors and publishers concerned.

V. Printing of papers

1. Proof correction

   Papers accepted for publication in the Journal will first be set in galley proofs. The author receives together with his manuscript two copies of the proofs for correction. He is to return one copy together with the manuscript to the editorial office, c/o Prof. Dr. Harald Schliemann, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13. Proof corrections should be carried out as shown on page 7, in "Recommendations for Proof Correction". Corrections must be limited to errors arising during typesetting. In particular, no additions to the text may be made that can not fit into one line of type. Each line of type is poured separately, with the consequence that for each correction the whole line of type must be reset. Corrections which alter the length of a line will thus have an effect on subsequent lines; and in such cases all reset lines must be carefully reexamined.

   Alterations to the manuscript in the proof stage can only be made at the expense of the author.

   References to other pages within the paper must be avoided.

   Together with the proofs, the publishers will enclose prints from the figures in the form in which they will finally appear, as well as the originals. The figure proofs and originals must be sent back to the editorial office together with the corrected proofs.

2. Page proofs

   The editors will decide in which issue of the Journal and in which order individual papers will be published. As soon as the sequence of papers within a number is determined, the first

proofs are broken up into sections one page in length. Proof corrections are carried out during this operation and the figures are inserted into suitable positions in the running text. Page proofs are then examined by the editors and sent to press.

VI. Book reviews

At the end of each number, book reviews are usually published on the field of zoology, with particular emphasis on mammalogy. Books received by the Journal will be passed on by the editors to suitable specialists for review. Reviewers must return the manuscript of the review within three months to the editors, or return of the review copy of the book will be requested. The review copy of a book remains the property of the reviewer. At the beginning of each book review, precise bibliographic details must be given in the following form: Family name, followed by the Christian name initials of the author of the book; the book's title; place of publication; name of publishers; which edition (if not the first); number of figures and tables; binding; and retail price. For example: Moynihan, M.: The New World Primates. Adaptive radiation and the evolution of social behaviour, language and intelligence. Princeton, New Jersey: Princeton University Press 1976. 262 pp., 47 figs., $ 16.00.

VII. Supplements

The publication of monographs on the field of mammalogy is possible in the form of supplements to the Journal, though the frequency of publication of such supplements is limited. They appear under the title, Mammalia depicta. Such supplements are published as required at irregular intervals and may be in German or English. The subject matter may be drawn from the field of mammalogy in the widest sense.

The series, Mammalia depicta, is edited by Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, and Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover. The series is not editorially part of the Zeitschrift für Säugetierkunde. The decision as to publication of monographs for Mammalia depicta is taken jointly by the editors of this series and the publishers.

As well as longer monographs of a not too specialized character and of interest to a broader readership, in special cases, volumes of collected papers on a common topic within the range covered by the Journal are also published. Each supplement in this case consists of five to eight printed sections of 16 pages each (altogether between 100 and 160 manuscript pages). The publication of supplements may be dependent upon provision of a financial subsidy from the author or from a third party.

The editors, editorial staff and publishers, endeavour to publish all articles accepted for the Journal as presently as possible. They request all authors to carefully observe the recommendations laid down in these "Instructions to Authors", so that bimonthly publication of the Journal may be carried out with the highest possible efficiency, and to everyone's satisfaction.

INSTRUCTIONS FOR THE PREPARATION OF ABSTRACTS

It is important that the author submit with his manuscript a concise abstract in English, which should be prepared, bearing in mind the requirements of literature abstracting services. It must be insured that the abstract reflects the essence of the manuscript. The following recommendations are intended as an aid to style for the preparation of abstracts.

1. Original contributions

A. Introduction: The first sentence of the abstract should begin with a verb in the imperfect tense, and make a statement as to the hypothesis or intention of the investigation. For example:
"Studied the antorbital gland and the nasolachrymal duct of *Neotragus pygmaeus*."
"Tested deer antlers to determine their properties and stability."
"Described the chromosomes of the European hamster (*Cricetus cricetus*, 2 n = 22)."
"Investigated olfactory thresholds in the hedgehog to elucidate the primary process in olfaction."
Please note that 'investigated' is to be used for longer scientific contribution, 'studied' for shorter.
Except for the first sentence, no other sentence in the abstract should begin with a verb.

B. Material and methods: The animals upon which the work is based should be noted as to (number, type, age, sex etc.). Arrangement of the experiment; equipment; methods of data acquisition as necessary for the explanation of the significance of the experiment, must all be given.

C. Results: Data and results together with their statistical significance are to be given.

D. Discussion: Conclusions from the results or comparisons of results should be given.
For procedures carried out, the imperfect tense is preferred: "35 animals were administered a test . . ."
For results and conclusions, the present tense should be chosen: "Results indicate that 30% of the animals were . . ."

Abstracts of original contributions should contain between 100 and 200 words.

2. Reviews; articles of discussion and on theory

A. Statement of the problem: The first sentence of the abstract should begin with a verb in the present tense and should make clear the nature of the work (review; discussion; theory) and the subject.
For example: "Discusses the methodology of animal experiments . . ."
"Reviews research in . . ."

B. Sources: Sources of information should be specified, e. g. personal observations; literature citations; personal communications.

C. Discussion: Report of the conclusions drawn from the evidence examined, or possible practical applications.

Abstracts of reviews should contain between 75 and 100 words.

RECOMMENDATION FOR PROOF CORRECTIONS

Marginal mark	Textual mark	Performed correction	Instruction
ꝭ	beelow od. beelow	below	Delete and close up
ꝭ	dogg	dog	Delete
ℓ|	Wiliam	William	Caret, insert matter indicated in margin
stet	of all ages	of all ages	Leave as printed
ital	Mr. (or Mrs.)	Mr. (*or* Mrs.)	Italic type
— c. + s.c.	Smith	SMITH	Use capital letters for initial letters and small capitals for rest of words
| l.c.	General	general	Lower case
O rom.	of *all* ages	of all ages	Roman type
⁀	chancellor ship	chancellorship	Close up entirely, no space
| #	mothercountry	mother country	Insert space
tr.	a painter famous let us consider the case now heer	a famous painter now let us consider the case here	Transpose words or letters indicated
	Here shall he see No enemy	Here shall he see No enemy	Move matter to right or left resp.
n.p.	in 1926. In the following years	in 1926. In the following years	Start new paragraph
run on	a man of great re- nown. He was	a man of great re- nown. He was	No fresh paragraph here
,/	books etc.	books, etc.	Substitute or insert comma or other punctuation marks



Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen

Von Christel Dötsch und W. v. Koenigswald

Eingang des Ms. 23. 8. 1977

Abstract

On the reddish coloring of soricide teeth

Demonstrated that iron is the element which produces the reddish coloring of the teeth of the genera *Sorex, Neomys,* and *Blarina.* For this teeth of *Crocidura russula, C. leucodon* as well as *Sorex araneus, Neomys fodiens,* and *Blarina brevicauda* were analysed with chemical methods and the scanning electronic microscope in connection with the X-Ray EDAX microsound. In *S. araneus* the lower incisor has the greatest quantity of Fe with $2{,}2 \cdot 10^{-3}$ mg. Iron is present only in the outer enamel zone, which also carries the pigmentation. This peculiarity is convergent to the incisors of Rodentia.

Problemstellung

Bei der Bestimmung der Spitzmäuse ist die Rotfärbung der Zähne bei einigen Taxa ein hilfreiches Merkmal. Von Simpson (1945) werden, abgesehen von den Panzerspitzmäusen, alle weißzähnigen Spitzmäuse als Crocidurinae und alle rotzähnigen als Soricinae eingestuft. Daraus könnte man folgern, daß die Rotspitzigkeit der Zähne ein einmal erworbenes Merkmal ist. Aber bei den neueren Arbeiten (Repenning 1967; Gureev 1971) wird diese einfache Gliederung nicht aufrechterhalten. Bei Repenning (1961, 1967) wird der „hypothetical soricide ancestor" als rotzähnig angenommen, und in drei der vier seiner Unterfamilien kommt es für einige Gattungen zu einer Reduktion der Pigmentierung. Dieses in systematischer Hinsicht wichtige Merkmal wird hier für verschiedene Gattungen untersucht. Dabei ergeben sich Übereinstimmungen mit den ebenfalls rot gefärbten Schneidezähnen von Nagetieren, die bereits etwas eingehender bearbeitet worden sind (z. B. Reith 1959, 1961; Halse 1972; Halse und Selvig 1972, 1973).

Material und Methoden

Diese Untersuchung basiert auf Zahnmaterial von *Crocidura russula* Hermann, 1780, und *C. leucodon* Hermann, 1780 sowie *Sorex araneus* L., 1758, und *Neomys fodiens* Pennant, 1771, die aus Gewöllen West- und Süddeutschlands stammen. Einen Schädel von *Blarina brevicauda* Say, 1823, aus dem Staate New York wurde von Prof. Niethammer, Bonn, zur Verfügung gestellt. *Crocidura* hat rein weiße Zähne, bei den übrigen Gattungen sind sie in unterschiedlicher Intensität rotspitzig.

Neben einer chemischen Analyse an mit Salzsäure gelösten Zähnen und einer quantitativen Bestimmung des für die Färbung verantwortlichen Elementes werden die Elementnachweise halbquantitativ mit der Mikrosonde an ganzen Zähnen durchgeführt. Die räumliche Verteilung der Elemente zeigt die Mikrosonde in Verbindung mit dem Raster-Elektronen-Mikroskop (REM). Für die Untersuchungen am REM werden die Zähne zunächst in Kunstharz eingegossen und angeschliffen. Um einen besseren Einblick in die Zahnstruktur zu gewinnen, werden die angeschliffenen Oberflächen 2–5 sec mit 2n HCl angeätzt. Vergleiche mit ungeätztem Material zeigen, daß diese Behandlung ohne Einfluß auf die Elementverteilung bleibt.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 65—70

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

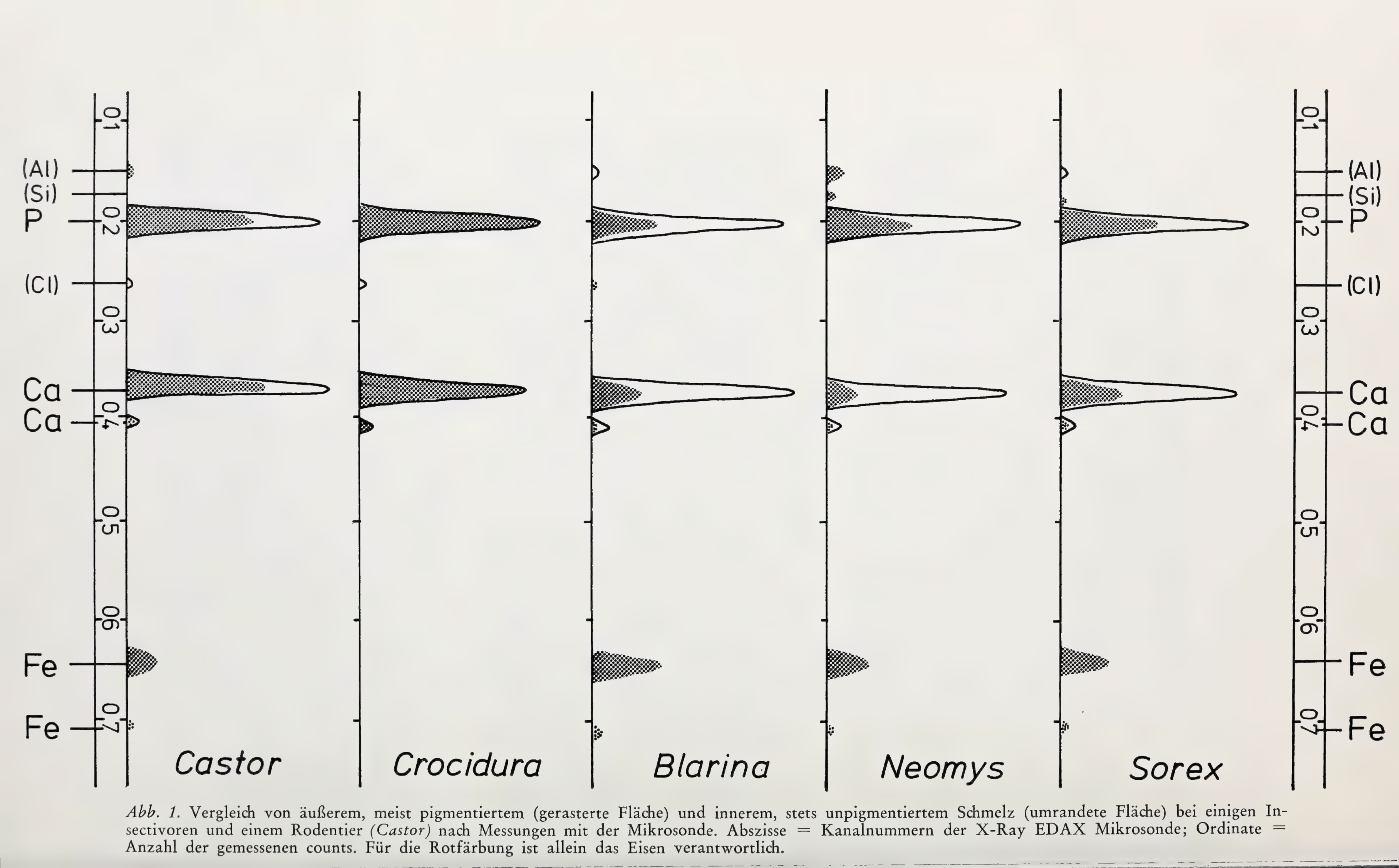


Abb. 1. Vergleich von äußerem, meist pigmentiertem (gerasterte Fläche) und innerem, stets unpigmentiertem Schmelz (umrandete Fläche) bei einigen Insectivoren und einem Rodentier *(Castor)* nach Messungen mit der Mikrosonde. Abszisse = Kanalnummern der X-Ray EDAX Mikrosonde; Ordinate = Anzahl der gemessenen counts. Für die Rotfärbung ist allein das Eisen verantwortlich.

Um die für die Zahnfärbung verantwortlichen Elemente zu identifizieren, werden in der Mikrosonde gefärbte und ungefärbte Schmelzpartien des gleichen Zahnes miteinander verglichen (Abb. 1). Dabei können allerdings nur die Elemente, die im Atomgewicht über dem von Na liegen, erfaßt werden. Die leichteren dagegen, wie O, der für die Oxidationsstufen interessant wäre, werden in der Analyse nicht erfaßt.

Neben der regelmäßigen Verteilung von P, Ca und Fe wurden unregelmäßig Al, Si und Cl nachgewiesen. Hierbei handelt es sich um Artefakte. Al und Si stammen aus dem Karborund-Schleifmittel, und Cl dürfte auf die Ätzbehandlung mit HCl zurückgehen. Diese Elemente brauchen im folgenden nicht mehr berücksichtigt zu werden. In der Mikrosonde werden einige Elemente durch zwei nebeneinanderliegende Peaks dargestellt (Ca und Fe).

Ergebnisse

Der Vergleich von äußerem Schmelz, der bei den untersuchten Gattungen bis auf *Crocidura* pigmentiert ist, und dem inneren, stets unpigmentierten Schmelz wird in Abb. 1 dargestellt, wobei die Analyse des äußeren Schmelzes durch eine gerasterte, die des inneren durch eine umrandete Fläche dargestellt ist. Bei *Crocidura* gibt es keinen Unterschied in der chemischen Zusammensetzung zwischen den beiden Schmelzbereichen. Dagegen weisen alle gefärbten Schmelzpartien deutlich Fe auf, während dieses Element im inneren, unpigmentierten Schmelz nicht oder nur minimal nachzuweisen war. Da bei keinem anderen Element signifikante Unterschiede auftraten, ist es wahrscheinlich, daß unter den hier erfaßten Elementen allein das Eisen für die Färbung verantwortlich ist.

Zu diesem Bild passen auch die Beobachtungen von Miles (1963, 919), abgesehen davon, daß er auch bei *Crocidura* etwas Eisen fand, was wir nicht bestätigen können. Lunt und Noble (1975) wiesen Eisen in den Zähnen von *Sorex minutus* durch Neutronenaktivierung nach.

Der hohe Fe-Gehalt der rotspitzigen Zähne bei *Sorex* gegenüber den weißen bei *Crocidura* läßt sich zwar auch mit der Berliner-Blau-Reaktion, der Turnbull-Blau-Reaktion wie auch als Eisenthiocyanat nachweisen, allerdings ist hier der Ausschluß anderer Elemente als Ursache der Rotfärbung nicht möglich.

Es hat den Anschein, als stiege mit dem Gehalt an Eisen die Intensität der Rotfärbung. Allerdings sind die vorliegenden halbquantitativen Daten nicht ausreichend, um diese Frage zu klären. Auf der anderen Seite wäre es denkbar, daß die unterschiedliche Färbung durch verschiedene Fe-Verbindungen verursacht wird. Die Pigmentverteilung ist außerordentlich fein. Auch bei stärkster Vergrößerung (10 000-fach) konnten keine Farbkörner festgestellt werden.

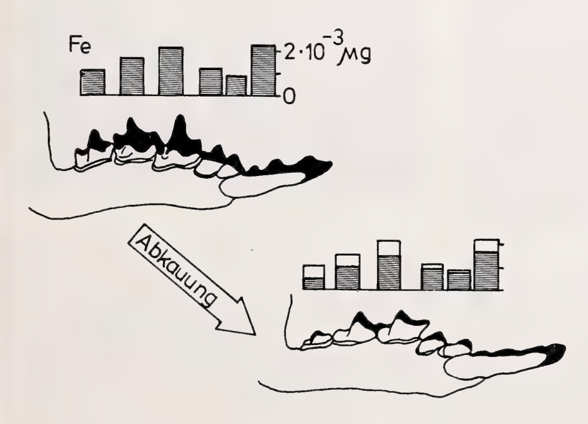


Abb. 2. Eisengehalt in Zähnen von *Sorex araneus* (schraffierte Säulen; oben im unabgenutzten, unten im abgekauten Gebiß). Weiße Flächen = durch Abkauung verlorenes Eisen

Abkauung und Fe-Gehalt der Zähne von Sorex

Wenn das Fe auf den rotgefärbten Zahnteil beschränkt ist, muß der Gesamteisengehalt eines Zahnes abnehmen, wenn der Zahn abgekaut wird, da zunächst der rot gefärbte Zahnteil der Abkauung zum Opfer fällt. Um dies zu überprüfen, werden Einzelzähne aus je 20 unabgekauten und stark abgenutzten Ober- und Unterkiefern von *Sorex araneus* miteinander verglichen. Das Fe wird dazu mit HCl extrahiert und als Eisenthiocyanat (Fe [SCN] 3) photometrisch gemessen.

In Abb. 2 ist die Eisenabnahme für die Unterkieferzähne dargestellt, wobei in die Berechnungen die Mittelwerte eingingen. Die stärkste Abnahme des Eisens ist bei den Molaren zu beobachten, die auch der stärksten Abrasion unterliegen. Im Oberkiefer sind es die Schneidezähne, die fast ebenso stark abgenutzt werden.

Die größte Fe-Menge überhaupt liegt im unteren Schneidezahn mit $2,2 \cdot 10^{-3}$ mg vor. Das sind 0,11 % vom gesamten Zahngewicht, das neben dem Schmelz auch das Dentin und die Zahnwurzel einschließt.

Verteilung des Eisens auf die Schmelzschichten und Vergleich zu den Nagetieren

Bereits bei 50facher Vergrößerung sieht man in Querschnitten durch rotgefärbte Zahnspitzen, z. B. bei *Sorex,* daß nur der äußere Teil des Zahnschmelzes eine rote Pigmentierung trägt (in Abb. 3 schwarz), während der innere weiß ist wie die ungefärbte Kronenbasis. Die rote Schicht nimmt $^1/_3$ bis $^1/_2$ der Schmelzdicke ein. Diese

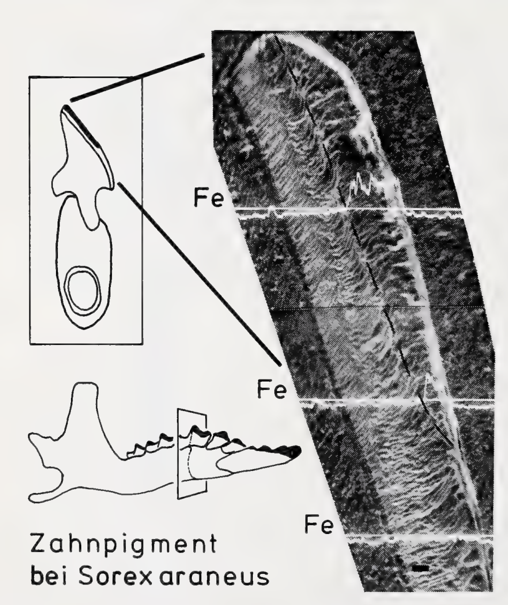


Abb. 3. Bei *Sorex araneus* ist im Line-Scan Eisen nur in der äußersten prismenlosen Schicht nachzuweisen, die auch makroskopisch rot gefärbt ist. Die weißen Linien sind Fe-Verteilungskurven. Sie zeigen nur im roten Schmelz (rechts von der Strichellinie) eine deutliche Erhebung über die Basis. Maßstab entspricht 0,01 mm.

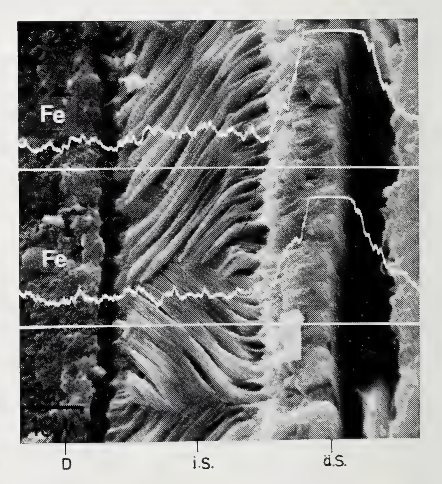


Abb. 4. Querschnitt durch einen Schneidezahn von *Sciurus vulgaris.* Die weißen Linien sind Fe-Verteilungskurven (Line-Scan). Das Eisen, das die Färbung bewirkt, liegt in der äußeren Hälfte des prismenlosen Schmelzes (ä. S.). Darunter liegt Lamellenschmelz (i. S.). D = Dentin

beiden Schichten unterscheiden sich nicht nur in der Färbung, sondern auch in ihrem Ätzverhalten. Während die rote Schicht fast unverändert bleibt, wird die weiße stark angeätzt. Dieser Umstand erlaubt es, die pigmentierte Zone auch unter der Mikrosonde und im REM wiederzuerkennen, obwohl diese Geräte keine Farbunterschiede wiedergeben können. Das Line-Scan zeigt in der Verteilungskurve für Fe nur im rotgefärbten äußeren Schmelz einen Ausschlag (Abb. 3).

Diese Beobachtung gilt für alle untersuchten roten Soricidenzähne, die also konvergent zu den ebenfalls rotgefärbten Nagezähnen der Rodentia pigmentiert sind. Halse (1972) zeigt, daß in Incisiven von *Rattus* die Eisenverteilung sich mit der dünnen, pigmentierten Außenschicht des Zahnschmelzes deckt. Eigene Untersuchungen bestätigen diesen Sachverhalt für zahlreiche andere Nager (z. B. *Sciurus*, Abb. 4). Allerdings ist die Farbschicht bei den Nagetieren im Vergleich zu den Soriciden erheblich dünner.

Eine weitere Parallele liegt im Ätzverhalten. Der pigmentierte Schmelz wird im Gegensatz zum unpigmentierten von HCl kaum verändert und bleibt erhaben stehen. Aus diesem unterschiedlichen Ätzverhalten wollen wir aber keine Rückschlüsse auf die biologische Bedeutung der Zahnfärbung ziehen.

Auch im Schmelzaufbau scheinen auf den ersten Blick Parallelen zwischen den Nagetieren und den Soriciden vorzuliegen. Sie sind aber sehr oberflächlich.

Bei den Soriciden liegt unter dem pigmentierten (prismenlosen) Schmelz ein prismatischer Schmelz, der bei *Sorex* zweischichtig, bei *Neomys* und *Blarina* aber dreischichtig zu sein scheint. In diesem Schmelz wurden keine Hunter-Schreger-Bänder beobachtet. Bei den Nagetieren haben die Schneidezähne der Sciuromorpha und Myomorpha (letzte Zusammenfassung Wahlert, 1968) unter dem prismenlosen Schmelz, der allerdings nur in seiner äußeren Zone gefärbt ist, auch einen prismatischen Schmelz. Der Lamellenschmelz ist aber ein höchst symmetrisches Geflecht aus Schmelzprismen und interprismatischer Substanz in drei Raumrichtungen (Koenigswald 1977). Solch ein komplizierter Schmelz ist bei den Insectivoren unbekannt.

Es bleibt somit offen, ob die Pigmentierung des Schmelzes ganz allgemein an „prismenlosen“ Schmelz gebunden ist, oder ob diese Konvergenz zufällig ist.

Danksagung

Herrn Prof. Niethammer, Bonn, der einen Teil der Studie als Staatsexamensarbeit betreut hat, danken wir auch für die Hilfe bei der Materialbeschaffung.

Der Sonderforschungsbereich 53, „Palökologie“, an der Universität Tübingen ermöglichte uns die Arbeit am REM und der Mikrosonde. Frau Klett sei herzlich für die technische Beratung gedankt.

Zusammenfassung

An Vertretern der Gattungen *Sorex, Neomys* und *Blarina* wird Eisen als das für die rote Zahnfärbung verantwortliche Element nachgewiesen. Zum Vergleich wurden Zähne von *Crocidura russula, C. leucodon* sowie von *Sorex araneus, Neomys fodiens* und *Blarina brevicauda* mit chemischen Methoden und dem Rasterelektronenmikroskop in Verbindung mit der X-Ray EDAX Mikrosonde untersucht. Bei *S. araneus* liegt im unteren Schneidezahn die größte Fe-Menge mit $2,2 \cdot 10^{-3}$ mg vor.

Eisen ist ausschließlich in der äußeren Schmelzzone vorhanden, die auch die Pigmentierung trägt. Darin liegt eine Konvergenz zu den Nagezähnen der Rodentia.

Literatur

Gureev, A. A. (1971): Zemleroiki (Soricidae) fauny mira. (Soricidae of World fauna). Leningrad: Nauka.

Halse, A. (1972): An electron microprobe investigation of the distribution of iron in rat incisor enamel. Scand. J. dent. Res. 80, 26—30.

Halse, A.; Selvig, K. A. (1972): Mineral content and crystalsize in mature rat incisor enamel. J. ultrastruc. Res. **40**, 527—531.
Halse, A.; Selvig, K. A. (1973): Iron content of rat incisor enamel. J. dent. Res. Spec. Iss. **52**, 127.
Koenigswald, W. v. (1977): *Mimomys* cf. *reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. **17**, 197—212.
Lunt, D. A.; Noble, H. W. (1975): Nature of pigment in teeth of pigmy shrew, *Sorex minutus*. J. dent. Res. **54**, 1087.
Miles, A. E. W. (1963): Pigmented enamel. Proc. Roy. Soc. Med. **56**, 32—34.
Reith, E. J. (1959): The enamel organ of the rat's incisor, its histology and pigment. Anat. Rec. **133**, 75—89.
Reith, E. J. (1961): The ultrastructure of ameloblasts during matrix formation and the maturation of enamel. J. biophys. biochem. Cytol. **9**, 825—839.
Repenning, C. A. (1967): Subfamilies and Genera of the Soricidae. Geol. Surv. Prof. Paper 565.
Simpson, G. G. (1945): The principle of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, 1—350.
Wahlert, J. H. (1968): Variability of Rodent incisor enamel as viewed in thin section and the microstructure of enamel in fossil and recent rodent groups. Breviora Mus. Comp. Zool. 309.

Anschriften der Autoren: Christel Dötsch, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-53 Bonn 1; Dr. Wighart v. Koenigswald, Hessisches Landesmuseum, Friedensplatz 1, D-6100 Darmstadt

Rückfunde beringter Vampirfledermäuse *Desmodus rotundus* in Mexiko

Von U. Schmidt, Christel Schmidt, W. Lopez-Forment und R. F. Crespo

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 17. 10. 1977

Abstract

Banding experiment on vampire bats (Desmodus rotundus) in Mexico

Reinvestigating banding experiments in mexican vampire bats it was found that *Desmodus* remains in an area for a considerable time. A number of marked individuals was caught in the same cave where banded seven years ago. The home area seems to be quite large as indicated by one *Desmodus*, found 20 km away (and about 1000 m higher up) from its banding place. 1976 one vampire bat was netted during its foraging flight at the same spot where it had been caught 1969. This may suggest that *Desmodus* is using the same flight paths for a long period of time. The recapture data suggest that female *Desmodus* are living together in small, stable groups.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 70—75

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Einleitung

Im Rahmen des FAO Research on Paralytic Rabies Project wurden 1969 in zwei Regionen Mexikos mehrere hundert Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus murinus* Wagner) beringt (Schmidt et al. 1971; L.-Forment et al. 1971). 1976 hatten wir Gelegenheit, in beiden Gebieten Nachuntersuchungen durchzuführen. Dadurch ergab sich die Möglichkeit festzustellen, inwieweit die Gemeine Vampirfledermaus ortstreu ist. Ein weiteres Ziel dieser Untersuchung war, nachzuprüfen, ob sich im Freiland Hinweise auf eine feste Gruppenbildung bei *Desmodus* finden lassen. Laborbeobachtungen hatten gezeigt, daß es nicht möglich ist, eine fremde Vampirfledermaus in eine eingewöhnte Kolonie einzufügen. Es treten dabei immer heftige Aggressionen auf, die oft zum Tode durch Streß führen. Auch findet sich innerhalb einer Kolonie eine stabile Dominanzhierarchie, die darauf hindeutet, daß *Desmodus* in festgefügten Gruppen zusammenlebt. Für eine Gruppenbildung spricht weiterhin, daß beim Fang mit Nylonnetzen im Freiland häufig mehrere Vampirfledermäuse gleichzeitig im selben Netz gefangen werden und daß, wie Beobachtungen mit Nachtsichtgeräten ergaben, meist mehrere *Desmodus* zur gleichen Zeit bei den Beutetieren eintreffen (Greenhall et al. 1971; Crespo et al. 1974).

Während 1969 die Vampirfledermäuse in Mexiko relativ ungestört lebten, wurden in den letzten Jahren zur Unterstützung der Viehzucht staatlich gelenkte Bekämpfungsmaßnahmen eingeleitet. In beiden Untersuchungsgebieten (1. Region um Acahuicotla, Guerrero; 2. Centro Experimental Pecuario Hueytamalco „Rancho Las Margaritas", Puebla) versucht man, die Vampirfledermäuse zu eliminieren. Dadurch hat die Populationsdichte beträchtlich abgenommen, was an den Individuenzahlen in den uns bekannten Vampirhöhlen und an der geringen Zahl der von Vampirfledermäusen gebissenen Rinder ersichtlich wurde. Da zu erwarten ist, daß das Ziel der Campaña Nacional contra la Derriengue (Nationale Kampagne gegen die Paralytische Tollwut), die Vampirfledermäuse in Mexiko durch Einsatz von Chemikalien zu vernichten (Linhart et al. 1972; Crespo und Ruiz 1975), in den nächsten Jahren weitgehend erreicht wird, war es wohl eine der letzten Möglichkeiten, Rückfunde lebender Tiere aus den früher durchgeführten Beringungen zu erhalten.

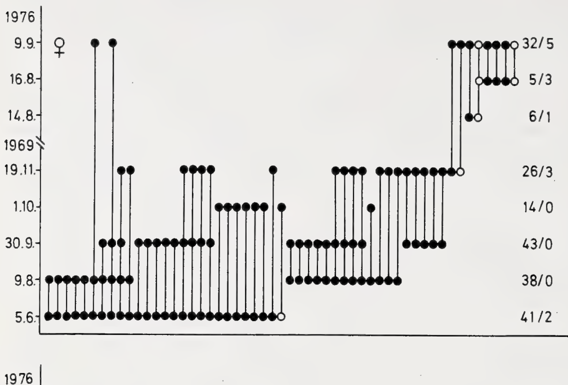
Ergebnisse

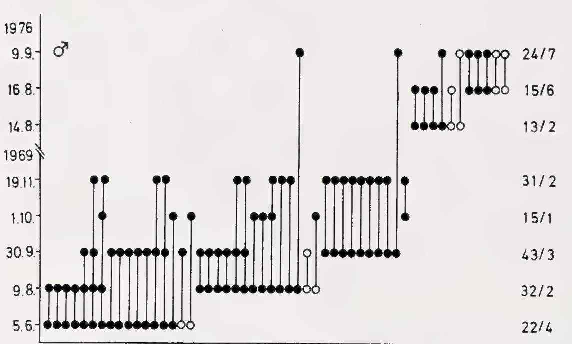
Untersuchungen in der Höhle Pedrera de Cajeles (Guerrero)

Die Höhle Pedrera de Cajeles besteht aus vier miteinander verbundenen Kammern und besitzt eine Ausdehnung von ca. 200 m. In ihr wurden zwischen Juni und November 1969 bei 5 Besuchen 208 *Desmodus* (109 ♀♀, 99 ♂♂) beringt. In zwei ca. 10 km entfernten kleineren Höhlen wurden weitere 142 Vampirfledermäuse (72 ♀♀, 70 ♂♂) markiert (L.-Forment et al. 1971). Die Fledermäuse in Pedrera de Cajeles selbst blieben bisher von Bekämpfungsmaßnahmen verschont, im umliegenden Gebiet werden sie jedoch systematisch vergiftet. In den beiden kleineren Höhlen waren bis auf wenige Einzeltiere keine *Desmodus* mehr zu finden. Da diese Fledermäuse zwischen verschiedenen Tagesquartieren wechseln (Wimsatt 1969; L.-Forment et al. 1971; Mitchell et al. 1973), wirkt sich die Vampirkontrolle auch auf die Population in der Höhle Pedrera aus. Während 1969 regelmäßig zwischen 150 und 300 *Desmodus* diese Höhle bevölkerten, waren 1976 nur noch zwischen 50 und 100 Vampirfledermäuse anzutreffen.

An drei Tagen (14. 8., 16. 8. und 9. 9. 1976) wurden 77 flugfähige *Desmodus* (34 ♀♀, 43 ♂♂) und 17 nicht flugfähige Jungtiere (6 ♀♀, 11 ♂♂) neu beringt. Es

zeigte sich, daß bei beiden Besuchen im August die Vampirpopulation extrem niedrig war; am 9. September waren mehr als doppelt soviele *Desmodus* in der Höhle anzutreffen. Nur an diesem Tag konnten altberingte Tiere gefangen werden: Von den 43 (24 ♀♀, 19 ♂♂) eindeutig als adult einzustufenden *Desmodus* waren 6 (4 ♀♀, 2 ♂♂) 1969 in der gleichen Höhle beringt worden (Abb. 1). Zwei der ♀♀ waren 1969 schon zweimal (5. 6. und 9. 8) gemeinsam gefangen worden. Die beiden anderen ♀♀ waren am 19. 11. 1969 beringt worden; das eine war damals 3 bis 4 Wochen alt, das andere ein gerade flugfähiges Jungtier.





Zeitliche Verteilung der Wiederfänge in der Höhle Pedrera de Cajeles. *Oben:* Weibchen; *unten:* Männchen. Ordinate: Datum des Fanges bzw. Wiederfanges. Ausgefüllte Kreise = flugfähige Tiere; offene Kreise = nicht flugfähige Jungtiere. Jede senkrechte Linie repräsentiert ein Individuum; die Kreise zeigen das Fangdatum an. In der rechten Spalte ist die Anzahl der jeweils gefangenen Individuen angegeben (1. Zahl = flugfähige Tiere; 2. Zahl = nicht flugfähige Jungtiere)

Untersuchungen im Rancho Las Margaritas (Puebla)

Im Centro Experimental Pecuario Hueytamalco (Rancho Las Margaritas) wurden 1969 während einer 2monatigen Freilanduntersuchung 170 *Desmodus* beim nächtlichen Futterflug beringt (Schmidt et al. 1971). Zwischen 1969 und 1971 bekämpfte das Ranchpersonal die Vampirfledermäuse in dieser Region mit konventionellen Methoden (Fangen und Schießen in Höhlen); seit 1972 werden alle 3 bis 4 Monate in 7 Höhlen einige *Desmodus* gefangen, mit dem Antikoagulans Diphenadion (Vampirinip®) bestrichen und wieder freigelassen. Bei der sozialen Fellpflege, die bei *Desmodus* sehr ausgeprägt ist (Schmidt und Manske 1973), wird das Gift von einer größeren Zahl von Fledermäusen aufgenommen. Als Folge dieser Maßnahmen sind in Las Margaritas fast keine *Desmodus* mehr anzutreffen. Während 1969 pro Rind 0,2 bis 2 Vampirbisse gezählt werden konnten, waren 1976 an 50 Rindern keine Bisse aufzufinden; die uns bekannten Vampirhöhlen enthielten keine bzw. nur sehr wenige Fledermäuse. Dementsprechend gering war der Erfolg unserer Fangaktion.

In 7 Nächten wurden an einem Fluß (Fangplatz A, Schmidt et al. 1971) 5 bis 10 12-m-Nylonnetze aufgestellt und nur 6 *Desmodus* gefangen; 1 ad. ♀ fing sich gleich-

zeitig mit einem juv. ♂ im gleichen Netz (Mutter und Jungtier?); ein weiteres ad. ♀ und 3 ad. ♂♂ wurden an verschiedenen Tagen gefangen. Eines der ♂♂ war im März 1969, 10 m von der derzeitigen Fangstelle entfernt, beringt und im Mai 1969 in der Höhle La Garita (CR 9, SCHMIDT et al. 1971; 3 km flußaufwärts) wiedergefangen worden.

Im Zuge der Bekämpfungsmaßnahmen wurden auch vom Ranchpersonal einige beringte *Desmodus* gefunden; 7 davon (6 ♀♀, 1 ♂) wurden im Sommer 1971 zusammen mit ca. 50 weiteren Vampirfledermäusen in einer neuentdeckten Höhle innerhalb des Ranchbereiches gefangen. Zwei der ♀♀ waren im April 1969 am gleichen Tag und am gleichen Ort im Feld beringt worden, zwei weitere ♀♀ im März 1969 in der 8 km vom Wiederfangplatz entfernten Höhle Atapolihue (CR 8). Diese beiden Tiere waren damals trächtig und hingen nebeneinander in der Mutterkolonie. Ein weiterer bemerkenswerter Wiederfund gelang im August 1973. Ein im März 1969 in Las Margaritas beringtes ♀ wurde im Rancho Aguateno bei Teciutlan während des Futterfluges gefangen. Die Entfernung zwischen Beringungs- und Fangplatz beträgt ca. 20 km, der Höhenunterschied mehr als 1000 m.

Diskussion

Aufgrund der starken Dezimierung der Vampirfledermäuse durch die Bekämpfungsmaßnahmen lassen sich aus diesen Beringungsexperimenten keine Rückschlüsse auf die natürliche Populationsentwicklung in unseren Untersuchungsgebieten ziehen. Dennoch ermöglichen die Wiederfangdaten neue Erkenntnisse über die Biologie von *Desmodus rotundus*. Es wurde mehrfach beschrieben, daß die Gemeine Vampirfledermaus eine größere Anzahl von Tagesquartieren besitzt (WIMSATT 1969; SCHMIDT et al. 1971; MITCHELL et al. 1973), bisher liegen jedoch noch keine Untersuchungen darüber vor, inwieweit diese Fledermäuse über einen längeren Zeitraum im gleichen Gebiet verbleiben und die gleichen Höhlen aufsuchen. Die Wiederfänge in der Höhle Pedrera sprechen dafür, daß *Desmodus* sehr ortstreu ist. Ca. 9 % der insgesamt gefangenen adulten Tiere (6 von 68) waren 7 Jahre zuvor in der gleichen Höhle beringt worden (im November 1969 waren über 70 % der adulten Vampirfledermäuse beringt). Zieht man in Betracht, daß durch natürliche Mortalität und durch die Ausrottung in benachbarten Höhlen ein beträchtlicher Anteil der gekennzeichneten Population nicht mehr existiert, dann läßt sich dieser relativ hohe Prozentsatz an Wiederfängen nur durch eine ausgeprägte Ortstreue erklären. Der Wiederfang im Rancho Las Margaritas unterstützt diese Hypothese. Dieses nach 7½ Jahren am gleichen Ort gefangene Tier läßt vermuten, daß beim Futterflug über lange Zeit die gleichen Flugwege eingehalten werden. Der Aktionsradius der Vampirfledermäuse scheint größer zu sein, als bisher angenommen. Schon die 1969 durchgeführten Verfrachtungsexperimente hatten gezeigt, daß *Desmodus* aus 6 bis 30 km Entfernung (innerhalb von 2 Tagen bis 6 Monaten) zu den Tagesquartieren zurückkehren kann und dementsprechend ein größeres Gebiet kennen muß. Der Wiederfang eines Tieres 20 km vom Beringungsort entfernt deutet darauf hin, daß solche Strecken auch unter natürlichen Bedingungen überwunden werden.

Die Beringungsexperimente haben auch einige Hinweise darauf gegeben, daß bei *Desmodus* eine Gruppenbildung, die über lange Zeit bestehen bleibt, zu finden ist. Den in diesem Zusammenhang interessantesten Wiederfund stellen die beiden am gleichen Ruheplatz in einer Höhle beringten und 2 Jahre später in einer 8 km entfernten anderen Höhle wiedergefundenen Weibchen dar. Auch die 4 altberingten Weibchen, die in der Höhle Pedrera am 9. September 1976 gefangen wurden, deuten auf eine längerdauernde Gruppenzugehörigkeit hin. Zwei dieser Tiere waren im No-

vember 1969 noch juvenil und gehörten zu 7 am gleichen Tag beringten Jungtieren. Die beiden anderen Weibchen wurden 1969 gemeinsam an zwei Tagen (5. 6. und 9. 8.) gefangen. Von den 109 im Jahre 1969 beringten Weibchen wurden nur 10 sowohl im Juni als auch im August in den Netzen gefunden. Die Wahrscheinlichkeit, daß von diesen Fledermäusen zwei Tiere zufälligerweise am gleichen Tag wiedergefangen werden, ist nach der Binominalverteilung < 5 %. Die Möglichkeit, daß diese Tiere nur in der gleichen Höhle zusammengekommen sind, um ihre Jungen zu bekommen, ist auszuschließen, da die 1976 wiedergefangenen Weibchen weder trächtig noch laktierend waren, und auch 1969 nur eines der beiden adulten Weibchen ein Muttertier war.

Hinweise auf eine Gruppenbildung konnten bisher nur bei *Desmodus*-Weibchen gefunden werden, bei adulten Männchen lassen die Wiederfangdaten keine diesbezüglichen Schlüsse zu. Die Befunde liefern dementsprechend keinen Anhaltspunkt für eine Haremsbildung. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß zwei oder mehrere Weibchen über lange Zeit zusammenbleiben. Diese Weibchen könnten gemeinsam ihre Jungen versorgen (Säugen, Füttern, gemeinsame Beutesuche) und dadurch die Gefährdung der Jungtiere während der ca. 9 Monate dauernden Jugendzeit reduzieren.

Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Finanzierung der Reise und dem Personal des Centro Experimental Pecuario Hueytamalco für die Hilfe bei den Felduntersuchungen.

Zusammenfassung

Im August/September 1976 wurden in zwei Regionen Mexikos 7 Jahre zuvor durchgeführte Beringungsexperimente nachuntersucht. Dabei konnten in einer Höhle 6 altberingte *Desmodus* (9 % der Fänge) wiedergefunden werden. Im freien Gelände wurde eine Vampirfledermaus während des Futterfluges an der gleichen Stelle wiedergefangen, wo sie 1969 beringt worden war. Die Auswertung der Wiederfangdaten und der Ringfunde mexikanischer Vampirbekämpfer ergab, daß *Desmodus* über mehrere Jahre im gleichen Gebiet verbleibt und wahrscheinlich die gleichen Flugwege benutzt. Fast alle Wiederfänge lagen im Umkreis von wenigen Kilometern um den Beringungsort; ein Tier wurde in 20 km Entfernung (und 1000 m höher) wiedergefunden. Die Daten deuten darauf hin, daß die *Desmodus*-Weibchen über lange Jahre in kleinen Verbänden zusammenbleiben.

Literatur

CRESPO, R. F.; FERNANDEZ, S. S.; BURNS, R. J.; MITCHELL, G. C. (1974): Observaciones sobre el comportamiento del vampiro comun *(Desmodus rotundus)* al alimentarse en condiciones naturales. Técnia Pecuraria **27**, 39—45.

CRESPO, R. F.; RUIZ, J. M. (1975): Metodos para combatir los vampiros. Técnica Pecuaria **29**, 73—80.

FORMENT, W. L.-; SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M. (1971): Movement and population studies of the vampire bat *(Desmodus rotundus)* in Mexico. J. Mamm. **52**, 227—228.

GREENHALL, A. M.; SCHMIDT, U.; LOPEZ-FORMENT, W. (1971): Attacking behavior of the vampire bat, *Desmodus rotundus,* under field conditions in Mexico. Biotropica **3**, 136 to 141.

LINHART, S. B.; CRESPO, R. F.; MITCHELL, G. C. (1972): Control de murcielagos vampiros por medio de un anticoagulante. Bol. Of. Sanit. Panam. **63**, 100—109.

MITCHELL, G. C.; BURNS, R. J.; KOLZ, A. L. (1973): Rastreo del comportamiento nocturno de los murcielagos vampiros por radiotelemetria. Técnica Pecuaria **24**, 47—56.

SCHMIDT, U.; GREENHALL, A. M.; FORMENT, W. L.- (1971): Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* im Staate Puebla, Mexiko. Z. Säugetierkunde **36**, 360—370.

SCHMIDT, U.; MANSKE, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus).* Z. Säugetierkunde **38**, 14—33.

WIMSATT, W. A. (1969): Transient behavior, nocturnal activity patterns, and feeding efficiency of vampire bats *(Desmodus rotundus)* under natural conditions. J. Mamm. 50, 233 to 244.

Anschriften der Verfasser: Dr. UWE SCHMIDT, CHRISTEL SCHMIDT, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-53 Bonn; Dr. WILLIAM LÓPEZ-FORMENT, Instituto de Biologia, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico 20, D. F.; Dr. RAÚL FLORES CRESPO, Instituto Nacional de Investigaciones Pecuarias, México, D. F.

Population fluctuations in insectivores and small rodents in northernmost Fennoscandia

L. HANSSON, J. LÖFQVIST and A. NILSSON

Department of Wildlife Ecology, Swedish Agricultural University, Uppsala, and Department of Animal Ecology, University of Lund

Receipt of Ms. 28. 9. 1977

Abstract

Investigated regional and interspecific synchronization and demographic characteristics of rodent and insectivore fluctuations in northernmost Fennoscandia.

Small mammals were sampled by index methods in 1965—70 on a transect from Lofoten islands to the Norwegian-Russian border. About 9000 small mammals, more than half of them shrews, were caught in taiga and subalpine forests, mires, hay meadows, alpine and tundra areas.

Pronounced fluctuations in abundance were found, with peaks mainly in 1966 and 1969 to 1970. However, some regions deviated slightly from this pattern. In northwestern Norway largest fluctuations were due to the shrew *Sorex araneus,* while rodents *(Clethrionomys rutilus* and *Microtus agrestis)* showed small and rather stable populations on some maritime islands. On the Fennoscandian mainland largest fluctuations appeared in the rodents *(Clethrionomys* and *Microtus* species).

Fluctuating rodent and *S. araneus* populations were divided into increase, peak and low density phases. In both the rodents and the shrew, phase-dependent changes were found in population structure, sex ratios and weight distributions. Reproductive parameters were less affected by the density variations. A qualitative deterioration (e. g. fewer maturing animals) was detectable in rodents that were approaching peak densities.

Introduction

Many populations of small mammals fluctuate in a more or less regular cyclic way. Reasons and nature of such fluctuations are still obscure. In order to investigate extreme conditions sampling was performed in 1965–70 in northernmost Fenno-

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 75—92

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

scandia, where the most pronounced variations in small rodent density were expected. The regional synchronization of the population dynamics of separate species were studied in populations from islands outside the northwestern parts of Norway through the north of Sweden and to the northernmost part of Finland and Norway. Local and regional synchronization of the population dynamics of various species are also elucidated.

This study forms part of comprehensive investigations on the dynamics of small mammals and their ectoparasites at the Department of Animal Ecology in Lund. Some preliminary notes on the small mammal material presented here have been published earlier (e. g. Andersson and Hansson 1966; Askaner and Hansson 1967; Nilsson 1971; Lundqvist et al. 1973; Hansson 1974 a). On the ectoparasite material reports dealing with ticks (Nilsson 1974 a, b, 1975) other mites (Edler and Lundqvist 1977; Edler and Mehl 1972; Edler and Mrciak 1975) and fleas (Brinck-Lindroth 1972) have been published.

Methods

Collections were made in late summer. Tab. 1 shows the dates for the total sampling periods. However, the main parts were performed during some three weeks in the beginning — middle of August. The localities were sampled in the same order during the various years. The trapping was performed in two ways, i. e. index trapping and survey collection.

Table 1

Total catches of small mammals during the expeditions to northernmost Fennoscandia in 1965—70. For each year, apart from catch numbers, the time of sampling and total number of trap-nights (Tn) are recorded.

Species	1965 6/8—5/9 6 938 Tn	1966 6/8—28/8 3 318 Tn	1967 29/7—24/8 4 598 Tn	1968 26/7—16/8 3 660 Tn	1969 18/7—18/8 2 995 Tn	1970 28/7—26/8 3 074 Tn	Σ 18/7—5/9 24 583 Tn
Sorex minutus L.	0	1	2	25	20	12	60
Sorex araneus L.	1 842	538	426	584	593	515	4 498
Sorex isodon Turov	0	1	0	0	0	0	1
Sorex caecutiens Laxm.	173	33	7	18	5	10	246
Sorex minutissimus (Zimm.)	0	0	0	1	0	0	1
Sorex indet.	52	2	0	0	0	1	55
Neomys fodiens (Penn.)	25	5	4	3	6	3	46
Lemmus lemmus (L.)	0	5	0	0	0	13	18
Clethrionomys rutilus (Pall.)	268	205	73	76	255	297	1 174
Clethrionomys glareolus (Schr.)	43	160	12	7	89	150	461
Clethrionomys rufocanus (Sund.)	339	237	41	29	238	402	1 286
Clethrionomys indet.	1	0	3	0	5	1	10
Arvicola terrestris (L.)	0	0	0	0	1	0	1
Microtus agrestis (L.)	21	73	9	50	180	138	471
Microtus oeconomus (Pall.)	39	189	1	0	109	169	507
Micromys minutus (Pall.)	0	0	0	0	0	1	1
Mus musculus (L.)	84	1	0	0	0	1	86
Mustela nivalis L.	0	8	1	0	0	12	21
All species	2 887	1 458	579	793	1 501	1 725	8 943

Index trapping according to HANSSON (1967 a) was performed in certain habitats, with large areal extension in the selected localities. One multiple-catching live trap was put on each trapping station with intervals of 25 m between stations on trapping lines with variable length. The trap was located in the best place in the station, which had a radius of 2 m. The traps were distributed about 17.00 hr and the catch removed about 09.00 hr the following morning.

Methodological studies (HANSSON 1967 a, 1975) have shown that there are clear relations between index catch of most rodent species, expressed as e. g. mean number of animals caught per trap, and population density (as far as we are presently able to measure the latter). For shrews (*Sorex* spp.) no such correlation has been found. One reason may be that small rodents occupy the traps or in other ways prevent the shrews from entering them (HANSSON 1972 and unpubl.). From the methodological studies, it is obvious that species are attracted to the traps to different degrees. Granivorous species are caught in larger proportions than herbivorous ones. Of the present species, *C. rutilus* and *C. glareolus* may be expected to be caught in relatively higher numbers than *C. rufocanus* and the *Microtus* and *Lemmus* species. Common shrews *(S. araneus)* were found to be highly attracted to the trap type used (HANSSON and HOFFMEYER 1973).

At survey collection the live traps were distributed roughly in proportion to the areal extension of the habitats in each locality (except for human habitations and cultivated fields). The traps were placed in the most suitable location in each habitat. Trapping was performed both night and day, with removal in the morning and afternoon. The number caught in the daytime after removal trapping at night was rather small, usually less than 10 % of the 24 hour total (ANDERSSON and HANSSON 1966).

From 1968 we gradually introduced traps with smaller mesh size, which permitted capture of *S. minutus* and *S. minutissimus.* Comparisons between trap types in northwestern Norway did not show any difference in trapping efficiency as regards other species.

The animals were killed with diethyl ether fumes and weighed usually with "Pesola" spring balances. They were then classified as to functional categories (cf. below), examined

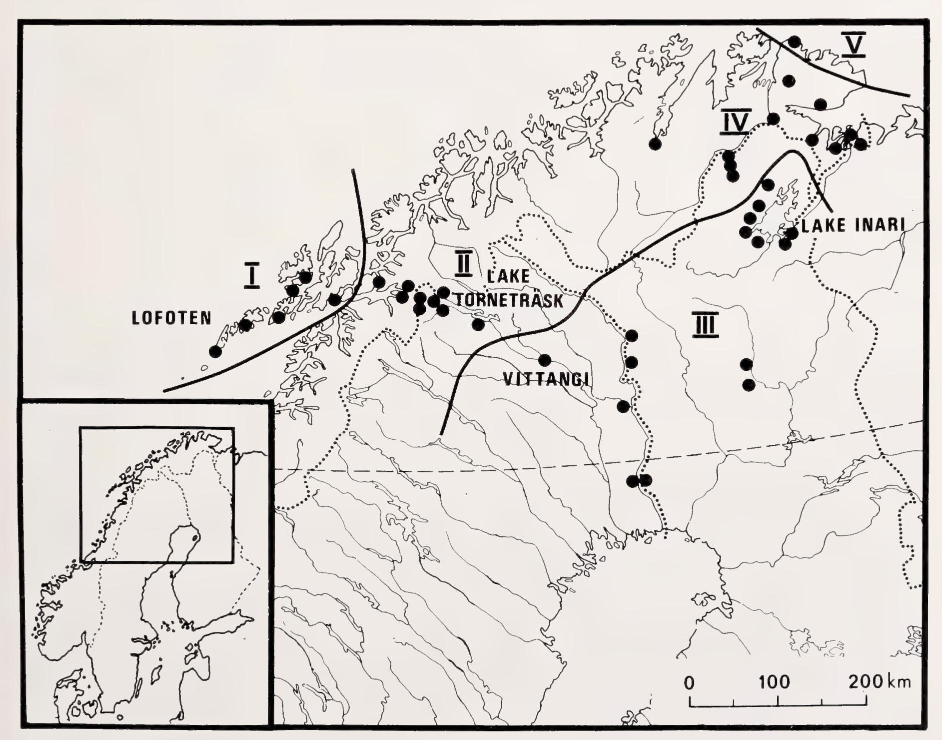


Fig. 1. The trapping localities in northernmost Fennoscandia, divided into five regions due to geographical and biotic characteristics

for external signs of reproduction (mainly for lactation) and preserved in a mixture of equal amounts of 80 % ethyl alcohol and 4 % formaldehyde solution. Some dead specimens were damaged (bitten by other trapped animals) and were not used any further. Reproductive status was examined more closely in the laboratory by autopsy.

Study areas and habitats

Trapping was performed in a number of localities across northernmost Fennoscandia, from the Lofoten islands to the Norwegian-Russian border (Fig. 1). The localities were situated in five main regions:

Region I. The Lofoten and Vesterålen islands. This area is characterized by the small number of small mammal species occurring on the islands (Andersson and Hansson 1966). The climate is comparatively mild for a location north of the Polar Circle. Most trapping was performed in climax birch forests. According to Hämet-Ahti (1963) these forests are "submaritime birch forests" characterized by large trees and a rich flora. Index trapping occurred also on comparatively dry and oligotrophic bog areas.

Region II. The Scandinavian mountain range between the Norwegian seabord (close to the town Narvik) and the eastern end of Lake Torneträsk. Index trapping was performed in the mainly subalpine climax birch forests, in oligotrophic mires, in dwarf shrub areas in the low alpine belt and in boulder areas in the middle alpine belt.

Region III. Northern taiga areas in Sweden and Finland, i. e. between Vittangi and Lake Inari. Small mammal indices were obtained from both spruce and pine forests, from successional birch forest and from abandoned hay meadows.

Region IV. Birch forest areas in northernmost Finland and Norway, at low altitude close to Barent Sea. Regular trapping occurred in subalpine climax birch forests, in eutrophic mires, in dwarf-shrub areas in the low alpine belt and in abandoned hay meadows.

Region V. Coastal tundra with dwarf-shrub communities on the Varanger peninsula.

Results

Species composition

About 9000 small mammals were caught during the six years of trapping (Tab. 1). More than half were insectivores, with the common shrew *(S. araneus)* as the very dominating element. Material sufficient for detailed analysis was also obtained for *C. rutilus, C. glareolus* (only from region III), *C. rufocanus, M. agrestis* and *M. oeconomus. M. musculus* is not included in the following analysis, as trapping in and around buildings was very erratic. Catches of *S. minutus* were almost only obtained after the 1968 changeover to traps with smaller mesh size. The catches of *S. caecutiens* were concentrated to the first two years 1965–1966. Numerous *L. lemmus* were seen, caught by hand, or found dead, but few were caught in the live traps. Some additional trapping with snap traps baited with "Polish wicks" (Grodzinski et al. 1966) gave more lemmings. All lemmings were caught during the peak years 1966 and 1970. This was also the case, with one exception, of the captures of weasels *(M. nivalis* "forma *rixosa*"). Some rare species *(S. isodon, S. minutissimus, M. minutus)* and accidentally also *A. terrestris* were caught as single specimens, demonstrating the difficulties of obtaining a true picture of their geographical distribution.

Density variations

Index catches

Most index trapping was performed in birch forest so the density variations in this habitat will be treated in some detail (Fig. 2). There were pronounced changes in density indicies in the climax forests of region I, II and IV. In region I *S. araneus* dominated the catch with a mean of between 0,5 and 1,0 shrews per trap in the peak years 1965 and 1968—69. Rodents were very scarce (neither *C. rutilus* nor *M. agrestis* occurred with a mean greater than 0,05 animals per trap) in this region, with small peaks in 1966 and 1969. Both rodents and shrews underwent population decreases in 1967 and 1970. In region II shrew density was highest in 1965 and 1970. The rodents there had peaks in 1966 and 1969—70, but *C. rutilus* tended to decline in 1970. *S. araneus* and *C. rufocanus* were about equally common in the catches and showed peak values around 0,4 animals/trap except for the especially high *S. araneus* index in 1965. However, the ratio between maximum and minimum density was much greater in the rodent. During peak years low numbers of both *M. agrestis* and *M. oeconomus* were obtained in the birch forest of region II. In the successional birch forest in region III *C. rutilus* dominated at the unregular trapping, while *Sorex* spp. and *Microtus* spp. were rare. No index trapping was performed in region IV in 1965 and densities of all species were rather low in 1966. The trap indices of *S. araneus*, fluctuating around 0,20, showed no clear tendencies during the following years, while *C. rufocanus* increased during 1969 and 1970 and *C. rutilus* showed a peak in 1969 and a small decline in 1970.

There were large differences in the *S. araneus* mean population level in the various regions and a decrease from west to east is noticable. Only birch forests

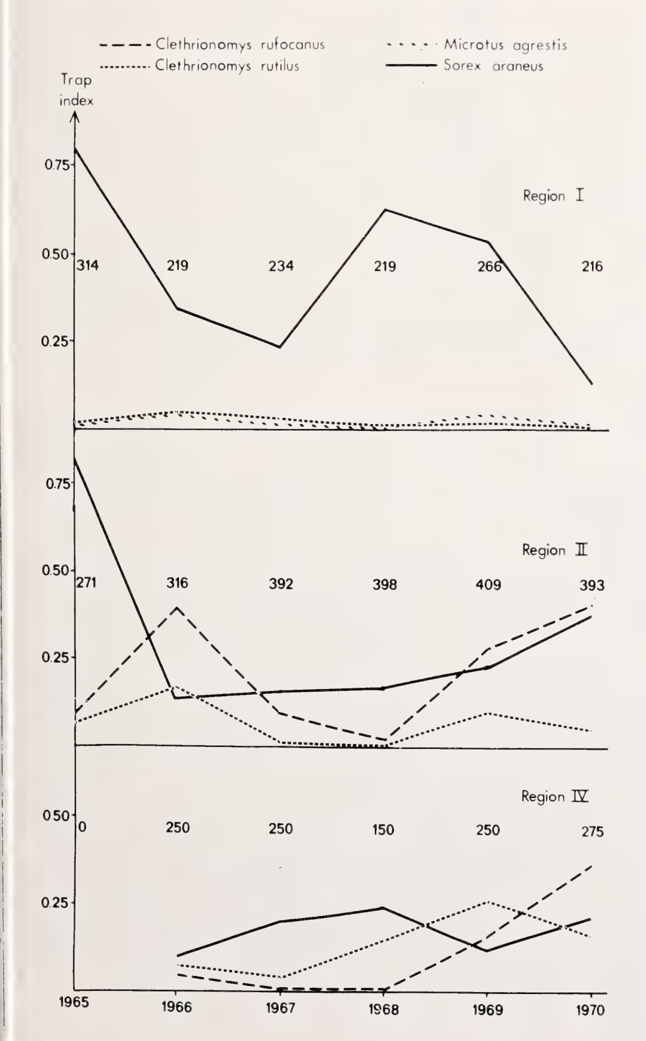


Fig 2. Index catches in birch forest habitats. The trap index equals the mean number of animals caught per one multiple-catching live trap. The figures inside each graph refer to the number of trap nights each year

close to the western Norwegian sea shores kept both high insectivore and rodent populations. In the mountain localities and in eastern Fennoscandia the rodents were more numerous at peaks than the shrews. Thus, large *S. araneus* populations and fluctuations, being independent of rodent population levels, could only be ascertained from the low-altitude trapping in maritime areas in Northwest Norway.

The annual density variations were similar in the other habitats sampled with the index method. *C. rutilus* and *C. glareolus* dominated in the coniferous forests in region III. In the abandoned hay meadows the two *Microtus* spp. were most abundant but *S. araneus* was fairly common and in region III many *C. glareolus* were caught in this habitat. In mires *S. araneus* was the only regular species in region I, while *M. agrestis* and *M. oeconomus* were more abundant than *S. araneus* in mires in region IV. In the low alpine belt and tundra areas *C. rufocanus* was the most common species but *S. araneus* appeared also in numbers in these habitats.

Total catches

Mean nightly catch per total number of trap nights in all habitats was computed separately for all insectivores and small rodents in each region (Fig. 3). The resulting relative catches and temporal variations were similar to the index values. Insectivores dominated in region I. The less common rodents showed peaks in 1966 and 1969, while insectivore peaks occurred in 1965—66 and 1969. In region II the relative catches of insectivores and rodents were similar, with rodent peaks in 1966 and 1969—70 and insectivore peaks in 1965 and (with more uncertainty) in 1969—70. In region III insectivore catches were lower than those of rodents except during rodent "lows". Rodent peaks appeared in 1965—66 and 1969—70. Insectivore fluctuations were similar but not very pronounced. In region IV insectivore and rodent catches were similar except for the rodent peak 1969—70. There was an apparent peak in 1965 and the relative rodent catch was considerably lower in 1966. No regularity in the fluctuations of insectivores was detectable in this region.

Patterns of population fluctuations in 1965—70

The fluctuations in small rodent density followed generally the well-established 3—4-year rythm of microtine populations (cf. Krebs and Myers 1974). A 3-year interval between peaks was clearest for region I. In regions II—III there was also a 3-year interval between the 1966 peak and the start of the 1969—70 peak. These conditions were rather uncertain for region IV with peak in 1965 and in 1969—70. The small rodent numbers were in a medium level already in summer 1964 in easternmost Norway (Clough 1967—68). The latter peak started to build up in 1968, so this region fluctuated partly out of phase with the other regions. There were also rather high rodent populations in region III in 1965. The peak in 1969—70 reached generally higher values than in 1965—66. In summer of 1971 rodents were very scarce in northernmost Sweden (Andersson 1976), so the 1969—70 peak "crashed" on the mainland of northernmost Fennoscandia in the winter of 1970—71 (cf. also Myrberget 1973). This is supported by the small catches obtained in region IV in the winter 1971—72 (Nilsson unpubl.). The amplitude in the fluctuations varied considerably between regions with the smallest density variations in region I (being almost imperceptible in the index values). There were a few differences in dynamics between species (e. g. *C. rutilus* sometimes declining before other rodent species) but they were not clear enough to warrant separate treatment of the various rodent species.

Insectivore fluctuations were only pronounced in regions I and II. Peak numbers appeared in 1965 and 1969 in region I and in 1965 and 1969–70 in region II. In all regions the 1965 populations were highest.

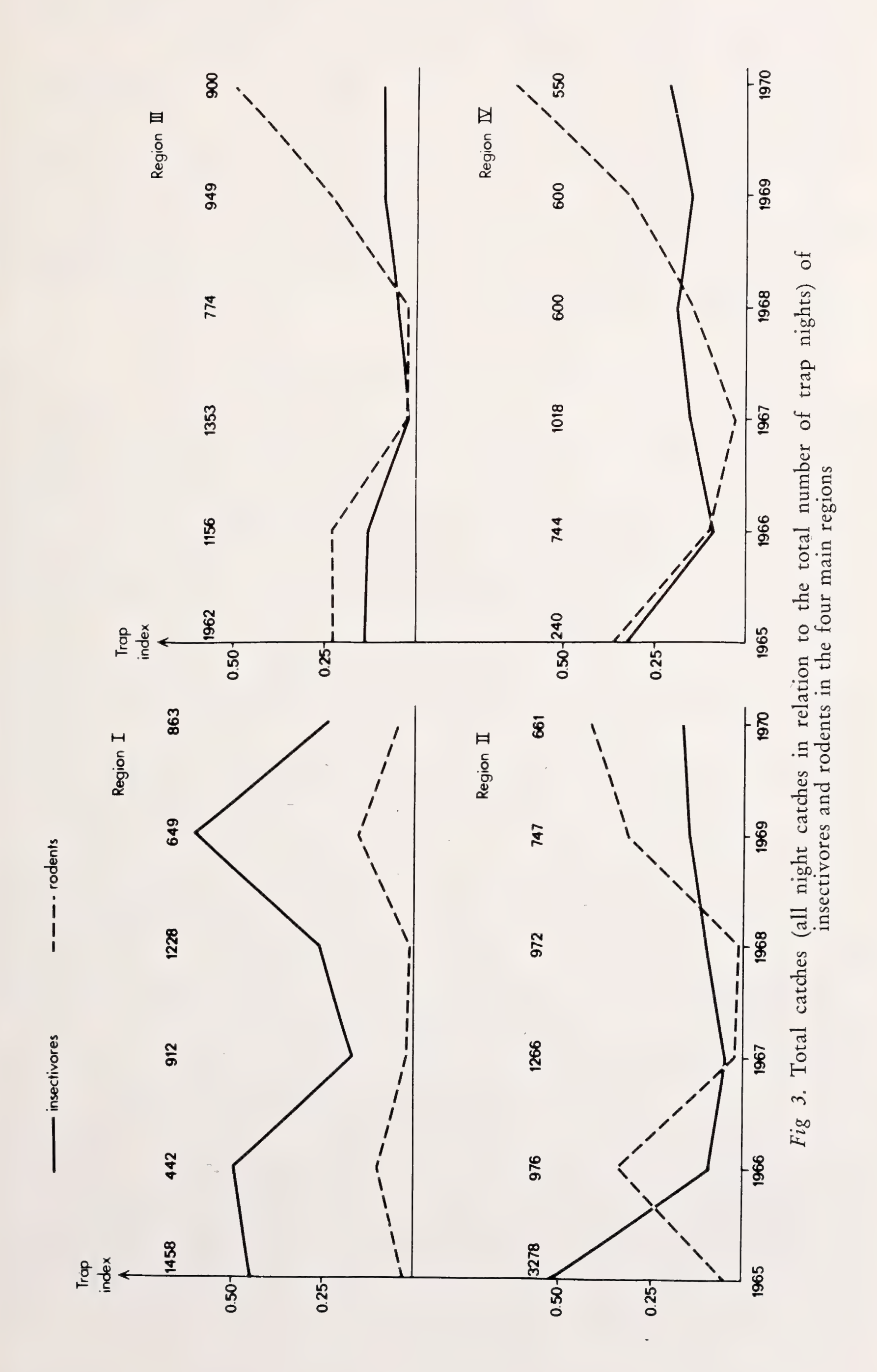


Fig 3. Total catches (all night catches in relation to the total number of trap nights) of insectivores and rodents in the four main regions

Population structures and reproduction

In following sections population structures and demographic parameters will be compared between insectivores and rodents as regards increase, peak and decrease conditions. In this way it will be examined if the insectivore fluctuations show the same general patterns as the rodent "cycles". The following peak years form the basis for classification into phases of abundance:

Rodents: Region I, 1966 and 1969. Region II—III, 1966 and 1970. Region IV, 1965 and 1970. Region V, 1970.

Insectivores: Region I, 1965 and 1969. Region II, 1965 and 1970. Regions III—V will not be dealt with further as regards insectivores.

Thus, years of rodent increase were 1965 in regions I—III, 1968 in region I and 1969 in regions II—V. Remaining years are treated as decrease and bottom years ("low population" phases). For *S. araneus* 1968 was an increase year in region I and 1969 in region II. Remaining years in region I and II are regarded as years of decreasing or low shrew populations.

Composition of functional categories

The animals were divided into the following functional categories (Myllymäki 1970 a): adult (reproductive) males and females, juveniles still bearing remains of their first pelage, subadults in at least their second pelage but with immature gonads, and postreproductive animals with regressed gonads. The composition of these categories in the catch differed between population phases in all species with enough numbers for statistical analysis (Tab. 2). However, this difference was less for *S. araneus* than for the rodents. Following examinations (Tab. 3 and following tables) are based on the assumption that the trappability of the various categories was independent of population density or structure.

The proportion of reproductive females affects the potential of population increase. A change in the proportion of adult females (adult females/all adult animals) during the three phases was evident in the *Clethrionomys* species (Tab. 3). In *C. rufocanus* the change was pronounced, in *C. glareolus* also significant and in *C. rutilus* on the border of significance. In all three species lowest proportion of adult females was found in the low populations, while there was only a faintly higher proportion in peak than in increase populations.

The mean number of juveniles per adult female shows the juvenile recruitment (reproduction minus juvenile mortality) of young. However, the trappability of juveniles is generally low (cf. Hansson 1971), so only an index of recruitment was obtained. Juvenile shrews are not trappable because of the long period they remain in the nest so only rodents were examined. No consistent trend could be found but this net production was rather low in several species during the phase of increase. Species differences are due to e. g. different age at weaning.

In rodents the proportions of young entering adulthood during the summer varies considerably. Also the proportion of adults regressing to postreproductive states seems to vary. The ratio of adults to subadult and postreproductive animals will describe certain aspects of the "quality" of the population at the end of the summer. This quality is thus estimated from the reproductive development during the summer but is assumed to reflect fundamental states in individual conditions. This index varied significantly in all rodents and was consistently lowest at peak density. For most rodents this index was higher in low than in increasing populations, while remaining species, *M. oeconomus,* showed rather similar values at these two phases. In shrews in northern areas, juveniles do not mature during summer and regression of adults

Table 2

Functional groups of shrews and rodents in the total samples from different phases of abundance

Species	Increase						Peak						Low						Difference P
	♂ Ad	♀ Ad	Juv	Sub-ad	Post-repr	Σ	♂ Ad	♀ Ad	Juv	Sub-ad	Post-repr	Σ	♂ Ad	♀ Ad	Juv	Sub-ad	Post-repr	Σ	
S. araneus	38	23	—	396	—	457	108	76	—	1 863	—	2 047	61	43	—	760	—	864	< 0.05
C. rutilus	87	93	85	230	0	495	80	76	55	266	1	478	75	44	58	23	1	201	< 0.001
C. glareolus	20	27	10	75	0	132	28	44	12	215	11	310	12	4	0	3	0	19	< 0.001
C. rufocanus	101	167	158	85	0	511	66	222	190	211	1	690	35	29	16	6	0	86	< 0.001
M. agrestis	23	55	22	31	2	133	29	70	86	94	3	282	8	19	24	3	0	54	< 0.001
M. oeconomus	17	43	19	69	0	148	15	17	28	251	20	331	1	7	5	15	0	28	< 0.001

Table 3

Indices of the state of the population as appearing from sample compositions at three population phases

Species	Increase				Peak				Low				Difference, P		
	% Ad ♀♀ / Σ Ad	$\bar{x}$ Juv / Ad ♀	% Ad+juv / Σ animals	% Juv / Σ animals	% Ad ♀♀ / Σ Ad	$\bar{x}$ Juv / Ad ♀	% Ad+juv / Σ animals	% Juv / Σ animals	% Ad ♀♀ / Σ Ad	$\bar{x}$ Juv / Ad ♀	% Ad+juv / Σ animals	% Juv / Σ animals	% Ad ♀♀ / Σ Ad	% Ad+juv / Σ animals	% Juv / Σ animals
S. araneus	38	—	13	—	41	—	9	—	41	—	12	—	NS	< 0.05	—
C. rutilus	52	0.9	54	17	49	0.7	44	12	37	1.3	88	29	< 0.05	< 0.001	< 0.001
C. glareolus	57	0.4	43	8	61	0.3	27	6	25	0.0	84	0	< 0.05	< 0.001	NS
C. rufocanus	62	1.0	83	31	77	0.9	69	28	45	0.6	93	19	< 0.001	< 0.001	< 0.05
M. agrestis	71	0.4	75	17	71	1.2	66	30	70	1.3	94	44	NS	< 0.001	< 0.001
M. oeconomus	72	0.4	53	13	53	1.7	18	8	88	0.7	46	18	NS	< 0.001	NS

Table 4

Sample sex ratios in various population categories during the three population phases

Species	Increase								Peak								Low							
	Juv		Subad		Adult		Postrepr		Juv		Subad		Adult		Postrepr		Juv		Subad		Adult		Postrepr	
	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P	♂♂/♀♀	P
S. araneus	—	—	228/168	< 0.01	38/23	NS	—	—	—	—	967/896	NS	108/76	< 0.05	—	—	—	—	429/381	< 0.001	61/43	NS	—	—
C. rutilus	39/46	NS	142/88	< 0.001	87/93	NS	0/0	—	29/26	NS	149/117	< 0.05	80/76	NS	1/0	—	32/26	NS	20/3	< 0.001	75/44	< 0.01	1/0	—
C. glareolus	6/4	NS	33/42	NS	20/27	NS	0/0	—	8/4	NS	130/85	< 0.05	28/44	NS	11/0	< 0.001	0/0	—	1/2	—	12/4	< 0.05	0/0	—
C. rufocanus	92/66	< 0.05	53/32	< 0.05	101/167	< 0.01	0/0	—	99/91	NS	127/84	< 0.01	66/222	< 0.001	1/0	—	10/6	NS	2/4	—	35/29	NS	0/0	—
M. agrestis	11/11	NS	26/5	< 0.001	23/55	< 0.001	2/0	—	50/36	NS	55/39	NS	29/70	< 0.001	3/0	—	9/15	NS	3/0	—	8/19	< 0.05	0/0	—
M. oeconomus	8/11	NS	30/39	NS	17/43	< 0.001	0/0	—	17/11	NS	122/129	NS	15/17	NS	17/3	< 0.01	3/2	—	12/3	< 0.05	1/7	—	0/0	—

Table 5

Frequency of pregnancy and lactation at various population phases. At small samples figures from low and increase phase were pooled

Species	Increase					Peak					Low					Difference, P	
	Pregnant + lactating	Only pregnant	Only lactating	Neither pregnant nor lactating	Σ reproductive females	Pregnant + lactating	Only pregnant	Only lactating	Neither pregnant nor lactating	Σ reproductive females	Pregnant + lactating	Only pregnant	Only lactating	Neither pregnant nor lactating	Σ reproductive females	Σ females	Classified females
S. araneus	3	5	14	1	23	6	14	34	22	76	4	9	26	4	43	<0.01	NS
C. rutilus	14	45	17	17	93	5	40	5	26	76	2	17	4	21	44	<0.01	<0.05
C. glareolus	0	11	1	15	27	0	16	0	28	44	0	4	0	0	4	NS	NS
C. rufocanus	9	66	27	65	167	10	76	35	101	222	6	11	2	10	29	NS	NS
M. agrestis	11	38	12	0	61	9	27	20	14	70	0	14	4	1	19	<0.001	NS
M. oeconomus	2	19	7	14	42	0	4	0	13	17	0	3	0	2	5	<0.01	—

was not found. Thus the corresponding percentage of adults in shrew populations is related to reproductive output and/or different survival rather than to population quality. In *S. araneus* this index differed significantly, but less than for the rodents, with lowest value in the peak populations.

The percentage of juveniles in a population may indicate the immediate state of increase. This index differed between population phases in *C. rutilus, C. rufocanus* and *M. agrestis*. In *C. rutilus* and *M. agrestis* it was highest in low populations, while the reverse was true of *C. rufocanus*.

Sex ratios

In several species there was a surplus of females in the reproductive groups (Tab. 2). To examine if this surplus emanated from birth the sex ratio was computed for various categories (Tab. 4).

In *S. araneus* there was a surplus of males in both subadult and adult animals but it deviated significantly from an 1:1 ratio only in subadults in low and increasing populations and in adults in peak populations. Subadults of *C. rutilus* in all population phases showed a significant surplus of males and this was also the case with adult *C. rutilus* in low populations. The same was found in subadult *C. glareolus* in low populations. *C. rufocanus* was the only species with a significant male surplus in the juvenile component but only in increasing populations and with a weak deviation from parity. In increasing and peak *C. rufocanus populations* as well as in most cases for *M. agrestis* and *M. oeconomus* there was a surplus of females in the adult category. In these same species there was often at the same time a significant surplus of males amongst the subadults. There was a general surplus of males among postreproductive animals.

Reproduction

Adult females were classified as follows:
I. pregnant and lactating simultaneously
II. only pregnant
III. only lactating
IV. neither clearly pregnant nor lactating
The last group (i. e. "unclassified females") contained animals with well developed gonads and possibly in early pregnancy. However, many of the female rodents were probably just entering the postreproductive state. Autopsies were made after preservation in formalin, making examination difficult, so animals in the last-mentioned group might have been less numerous if fresh material had been studied Some females in juvenile pelage were also pregnant and these (e. g. *M. agrestis*) were added to the adult group to include all females in reproductive state. If numbers were too small for comparing alle three phases, increase and low phase animals were pooled.

A comparison of the composition of the total female material (Tab. 5) showed significant differences with regard to cycle phase in *S. araneus, C. rutilus* and the two *Microtus* species. There were more unclassified animals in peak than in increasing populations (Tab. 6). In most cases the low populations were intermediate. When considering only classified females difference between phases was detectable only in *C. rutilus* with more lactating females in increasing populations. At all population levels there was a higher proportion of pregnant than lactating females in all rodent species. The conditions were the reverse for *S. araneus,* indicating an earlier termination of reproduction in the shrew than in the rodents.

Table 6

Indices of the states of reproduction at three population phases

Species	Increase			Peak			Low			Difference, P		
	% classified	Classified		% classified	Classified		% classified	Classified		% classified	Classified	
		% pregnant	% lactating		% pregnant	% lactating		% pregnant	% lactating		% pregnant	% lactating
S. araneus	96	36	77	71	37	74	91	33	77	<0.01	NS	NS
C. rutilus	82	78	41	66	90	17	52	83	26	<0.001	NS	<0.05
C. glareolus	44	92	8	36	100	0	100	100	0	NS	—	—
C. rufocanus	61	74	35	55	71	37	66	89	42	NS	NS	NS
M. agrestis	100	80	38	80	64	52	95	78	22	<0.001	NS	NS
M. oeconomus	67	75	32	24	100	0	60	100	0	<0.01		—

Table 7

Adult and postreproductive females without embryos classified according to series of placental scars

Species	Increase				Peak				Low				Difference, P
	series			Σ	series			Σ	series			Σ	
	0	1	2	females	0	1	2	females	0	1	2	females	
C. rutilus	0	23	1	24	7	23	2	32	0	25	1	26	NS
C. glareolus	6	9	1	16	16	21	2	39	0	0	0	0	NS
C. rufocanus	3	65	22	90	0	63	74	137	0	7	5	12	<0.001

Table 8

Litter sizes (including resorbed but still recognizable embryos) at various population phases

Species	Litter Sizes											
	Increase				Peak				Low			
	Σ litters	Range	x̄	SD	Σ litters	Range	x̄	SD	Σ litters	Range	x̄	SD
S. araneus	7	3—9	6.6	2.4	10	4—10	6.9	1.7	10	3—10	7.3	2.0
C. rutilus	50	2—13	6.5	1.9	39	3—10	6.8	1.5	17	4—9	7.1	1.6
C. glareolus	11	4—7	5.3	0.8	16	2—7	4.8	1.1	4	4—7	5.5	1.3
C. rufocanus	68	1—8	5.4	1.2	76	1—8	5.1	1.3	10	2—8	5.3	1.7
M. agrestis	38	3—9	5.8	1.4	27	3—9	5.6	1.5	13	3—10	6.7	2.0
M. oeconomus	18	2—10	6.5	2.1	4	6—8	7.0	1.2	3	6—9	7.3	1.5

Placental scars could be easily detected and counted only in the *Clethrionomys* species. At most two series of scars were identified. As the first of the two series was easily visible, there had probably not been more than two litters in the females examined before the sampling in July—August. Postreproductive and adult females without embryos were grouped into those with 0, 1 and 2 series. Females with embryos were excluded as the presence of embryos makes the detection of scars difficult or impossible.

Table 9

Weight (g) variations as due to population phases

Population category	Species	Body weight									Difference, P	
		Increase			Peak			Low				
		Σ specimens	$\bar{x}$	SD	Σ specimens	$\bar{x}$	SD	Σ specimens	$\bar{x}$	SD	Distribution	Mean
Adult males	*S. araneus*	33	10.3	1.2	70	10.9	1.3	39	10.4	1.4	<0.01	<0.05
	C. rutilus	65	23.7	4.2	67	24.9	4.1	46	21.4	3.6	<0.05	<0.01
	C. glareolus	15	21.4	3,6	24	22.3	2.7	8	19.8	2.0	NS	NS
	C. rufocanus	65	33.0	7.0	46	37.3	7.4	18	28.0	7.3	<0.05	<0.01
	M. agrestis	15	35.1	9.7	19	38.6	12.0	0	—	—	NS	NS
	M. oeconomus	14	41.7	14.6	5	50.7	6.4	0	—	—	—	NS
Subadults	*S. araneus*	325	6.8	0.8	1271	7.1	1.2	537	6.6	1.3	<0.001	<0.001
	C. rutilus	141	17.1	2.4	192	16.2	2.1	14	17.7	2.7	<0.01	<0.01
	C. glareolus	71	16.7	2.4	206	15.3	2.6	2	13.5	2.1	<0.001	<0.001
	C. rufocanus	66	21.3	3.6	165	22.6	4.0	2	18.3	1.9	NS	NS
	M. agrestis	10	22.9	4.1	70	22.2	3.6	3	18.6	2.5	NS	NS
	M. oecnomus	28	24.5	4.8	86	24.5	3.0	8	23.9	1.8	NS	NS

There were great differences between the three species (Tab. 7). Almost all *C. rutilus* had just one series of placental scars. In *C. glareolus* 40 % of the non-pregnant but adult females showed no scars at all and there was no difference between increase and peak phase. In *C. rufocanus* a large proportion of the females had two series of scars but this proportion was significantly higher during peak than at increase.

Litter size was examined in females with easily visible embryos (length ≧ 3 mm). Differences were found in neither distribution of numbers (χ^2 analysis) nor the litter means (as examined by one-way analysis of variance) between the various population phases (Tab. 8). In almost all species (with the possible exception of *C. rufocanus)* there was a slightly higher mean number at low densities.

Resorption of embryos (i. e. with some embryo considerably smaller or less differentiated then the rest in a litter) were very rare. For all years only 18 such cases were found in all rodents (less than 1 % of the total number of 2307 embryos), while no single clear case of resorption was found in *S. araneus* (188 embryos). 11 out of the rodent resorptions were found in increasing populations but this does not significantly deviate from the total distribution of embryos in the various population phases.

Weight structure

The weight was examined for adult males and subadults (males and females being pooled) during the three population phases. In these two categories there are no rapid changes in weight due to reproduction or growth as there are in pregnant females, juveniles and postreproductive animals. Significance levels were very similar in the analysis of both weight distribution (χ^2-analysis) and means (one-way analysis of variance) and no clear deviation from normality was apparent.

For the adult males (Tab. 9) significant differences were found in *S. araneus, C. rutilus* and *C. rufocanus*. However, in all species the highest weights were found during peak years. In at least all the *Clethrionomys* species the weights were much lower during the lowest densities than in increase and peak densities.

In the subadults significant differences were found in *S. araneus, C. rutilus* and *C. glareolus*. The variations were not as clear as in adult males but in all species except *C. rutilus* the weights were lowest at bottom densities. However, in this phase few were caught except in *S. araneus*.

Discussion

Mainly the delimitation of population phases and changes in trappability may introduce weakness in following analysis. The "low populations" may include both decreasing populations and the very early start of increase and thus contain animals with different demographic characteristics. Due to the low numbers caught during the population lows a separation was impossible between late decrease and early increase. However, the main considerations have concerned the difference between the peak and the two other population phases and peak densities were easily discernable. Several studies (e. g. Myllymäki 1970 b; Hansson 1971) have shown differences in trappability between functional categories but still there is no clear evidence of trappability changes within a functional category due to density or population structures. Shrew trappability may be affected by the presence of a large number of rodents. This was one reason why the analysis of the shrew fluctuations was restricted to the large shrew populations in the western part of the area studied.

There were very pronounced fluctuations in northernmost Fennoscandia but they did not deviate quantitatively from those in alpine and taiga areas in middle Scandinavia (e. g. Hansson 1969; Myllymäki 1970 b). However, they were completely different from the small density variations found in southernmost Scandinavia (e. g. Hansson 1971, 1974 b; Jensen 1975). It seems as if pronounced population fluctuations of similar kind appear over the vast areas of Scandinavia that are characterized by long periods of continous snow cover. However, in at least some maritime islands in northern Norway the rodent fluctuations were small and very similar to the south scandinavian ones. These islands have a somewhat shorter period of snow cover than the mainland. The rodents obtained in these birch forests were *M. agrestis* and *C. rutilus*, i. e. one herbivorous species which is usually not very common in forests and one granivorous species, which may not be expected to be extremely numerous. However, the fluctuations of *C. rutilus* were much smoother there than in corresponding habitats on the mainland.

Hagen (1956) suggested that there was a delay for one or two years towards northeast in peak rodent occurrence in Norway. This southwestern — northeastern „movement" of peaks was analyzed by Myrberget (1973) from reports on "mice" occurrence by local game bords. He found such a delay in the cycle 1961—1964,

while conditions were less clear during the periods 1965—1967 or 1968—1971. In the present study there was a one year delay in 1968—1971 between the islands in northwestern Norway and the Fennoscandian mainland, including northeastern Norway. Myrberget (1973) mentioned also several examples of peak occurrences in lowland areas one year before neighbouring alpine areas. Generally there was good agreement between the fluctuations found in the present study and in that by Myrberget (1973). However, for examining regional displacements of cycles all Fennoscandia should be sampled. Such a study during 1971—75 (Myllymäki et al. 1977) gave also evidence for a north- or northeastern delay in the attainment of peaks.

Another new finding in this study was the extremely high number of shrews and their fluctuations in northwestern Norway. The traps used were favoured by shrews but there was a clear difference in relative shrew catches in the western and eastern part of the study area. Furthermore, in similar studies in alpine and taiga areas in Swedish Lapland (Hansson 1969) and in South Swedish forest habitats (Hansson 1967 b) no similar numbers of shrews were caught in these traps. The areas with the highest *S. araneus* densities (Lofoten and Vesterålen islands and the coastal Norwegian mainland) were characterized by intense grazing by sheep and cattle (in a few places goats). Lumbricides aggregate in sheep dung (Svendsen 1957) and an analysis of the contents from 90 stomachs of *S. araneus* from Vesterålen revealed that 73,9 % contained lumbricides (Heikura, pers. commun.). Thus the forest grazing may be beneficial for shrews. Food conditions were also suggested by Hansson (1974 b) to determine shrew numbers in reforestation areas with rotting slash in southern Sweden, where also large shrew populations were found. The forest grazing appeared also at the western Atlantic shores so it obviously did not affect the rodent densities or a possible competition between rodents and shrews.

The differences in population structures between various phases of rodent abundance agreed in many cases well with the compilations of world-wide data in Krebs and Myers (1974). It has thus been found earlier that litter size is a rather constant factor in the population dynamics and that resorption of single embryos has very small or no effect on population growth. The similar recruitment in various population phases indicates that variations in mortality outside the breeding season was a more important factor for population development than changes in juvenile mortality. However, the recruitment was possibly different in spring. The most pronounced and consistent change during the population cycle was the high number of subadults at peak densities. Also the high number of unclassified adult rodent females (probably just entering postreproductive state) at peaks was indicative of a decline in the conditions of individual animals. There was thus a clearly lower quality in the rodent populations at their highest numbers but it is not clear whether this quality change was brought about by nutritional deficiences, social-endocrinal stress (Frank 1953; Christian and Davis 1964) or genetical changes (Chitty 1970). The weights of adult males was highest at population peak but this may well be due to the population growing old (cf. Zejda 1964). Low weight of subadults at low densities may also be due to low age of the subadult animals, i. e. subadults appearing only late in summer.

The commonly occurring variations or deviations in sex ratio seem related to population development. However, according to the survey by Krebs and Myers (1974) the sex ratio has not been found to vary in any *Microtus* or *Clethrionomys* species during cycle phases. In an early study by Reichstein (1956) such a biased sex ratio was found, however. A general late-summer surplus of adult females, as here in *C. rufocanus, M. agrestis* and *M. oeconomus,* was earlier also found in *M. agrestis* from temperate areas (Myllymäki 1975). The latter study showed a continuous in-

crease in the proportion of adult females during summer. In this study such a female surplus appeared at all phases. In *C. rufocanus,* however, female surplus was only found in increase and peak populations as also observed by KALELA (1971). In these two species there was at the same time a surplus of males in the subadult component, demonstrating different maturing rates in females and males. The male surplus of subadult *C. glareolus* in peak populations and following adult male surplus in late summer low populations is interesting in the context of the cycle as HANSSON (1969) found a male surplus of *C. glareolus* juveniles from low or increase years and also an adult male surplus in the spring of the peak year. A similar two-year-change appeared in this study in *C. rutilus* and *S. araneus.*

There might be some compensation in various demographic variables. *C. glareolus,* obtained at the northern limit of its geographical distribution, showed low litter size and few litters. Both *C. rutilus* and *C. rufocanus* are common species in northernmost Fennoscandia but they differed in their reproductive traits. *C. rutilus* showed high litter size but few litters while *C. rufocanus* had a low litter size but relatively more litters. However, the true numbers of litters is unknown, and is affected by the proportion of overwintered and springborn adult females and the possibly different mortality of these two groups.

The dynamics of *S. araneus* agreed in several demographic and reproductive aspects with those of the rodents. However, it was not possible to establish any quality changes, as the young shrews never mature during the year of birth and as females were never found in a postreproductive state. The structural changes in the shrew populations are thus provisionally explicable solely in terms of variations in age- and sex-dependent mortality affecting age structure, reproductive output and weight distributions.

Acknowledgements

We are grateful to Professor P. BRINCK, who initiated and directed the total investigations on small mammals and their ectoparasites and to a large number of people who took part in the field expeditions. We thank Mr. H. KVIST for his help in the computer treatment of the data. The study was supported by grants from the Nordic Council for Terrestrial Ecology, the Swedish Natural Science Research Council, and the Swedish Institute of National Defence.

Zusammenfassung

Populationsschwankungen bei Insektenfressern und kleinen Nagetieren im nördlichsten Fennoscandien

In den Jahren 1965—1970 wurden im nördlichsten Fennoscandien von den Lofoten im Westen bis zur norwegisch-russischen Grenze im Osten rund 9000 Kleinsäuger gesammelt. Über die Hälfte der Ausbeute bestand aus Spitzmäusen, vorwiegend *Sorex araneus.* Gefangen wurde in der Taiga, in subalpinen Wäldern, auf Mooren, Wiesen, in alpinen Gebieten und in der Tundra. Die Kleinsäugerpopulationen zeichnen sich durch erhebliche Dichteschwankungen aus mit Höchstwerten in den Jahren 1966 und 1969/70. Besonders großen Schwankungen unterlagen die Waldspitzmäuse *(S. araneus)* im nordwestlichen Norwegen. Vergleichsweise stabil waren die Populationen von Rötelmäusen *(Clethrionomys rutilus)* und Erdmäusen *(M. agrestis)* auf einigen maritimen Inseln. Auf dem fennoscandischen Festland dagegen wiesen Rötelmaus und Erdmaus große Dichteschwankungen auf. Bei Arten mit auffallenden Änderungen der Populationsdichte wurden drei Entwicklungsphasen unterschieden: Niedrige Dichte, zunehmende Dichte, hohe Dichte. In Abhängigkeit davon änderten sich die Populationsstruktur, das Geschlechterverhältnis und die Gewichtsverteilung; Fortpflanzungsparameter waren weniger betroffen, lediglich der Anteil geschlechtsreifer Tiere nahm bei hoher Dichte bei Nagetieren, nicht dagegen bei Spitzmäusen, ab.

References

Andersson, Å.; Hansson, L. (1966): Smådäggdjursundersökningar i norra Norge 1965. Fauna Flora **61**, 49—72.

Andersson, M. (1976): Population ecology of the long-tailed skua *(Stercorarius longicaudis* Vieill.). J. Anim. Ecol. **45**, 537—599.

Askaner, T.; Hansson, L. (1967): The eye lens as an age indicator in small mammals. Oikos **18**, 151—153.

Brinck-Lindroth, G. (1972): Subspecific differentiation and distribution of the fleas *Palaeopsylla soricis* (Dale) and *Malaraeus penicilliger* (Grube) in Fennoscandia. Ent. scand. **3**, 297—312.

Chitty, D. (1970): Variation and population density. Symp. Zool. Soc. London 26, 237—334.

Christian, J. J.; Davis, D. E. (1964): Endocrines, behaviour and population. Science **146**, 1550—1560.

Clough, G. C. (1967—68): Small mammals of Pasvikdal, Finnmark. Nytt Mag. Zool. **15**, 68—80.

Edler, A.; Lundqvist, L. (1977): Preferential occurrence of *Hirstionyssus isabellinus* (Oudemans, 1913) females on reproductive female voles. Proc. IV Congr. Parasitol. Saalfelden (in press).

— Mehl, R. (1972): Mites (Acari, Gamasina) from small mammals in Norway. Norw. J. Ent. **19**, 133—147.

— Mrciak, M. (1975): Gamasina mites (Acari: Parasitiformes) on small mammals in northernmost Fennoscandia. Ent. Tidskr. **96**, 167—177.

Frank, F. (1953): Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen *(Microtus arvalis* Pallas). Zool. Jahrb. **82**, 94—136.

Grodzinski, W.; Pucek, Z.; Ryszkowski, L. (1966). Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal. Acta theriol. **11**, 297—314.

Hagen, Y. (1956): The irruption of hawk-owls *(Surnia ulula [L.])* in Fennoscandia 1950—51. With some remarks on recent micro-rodent cycles. Sterna **1**, (24).

Hämet-Ahti, L. (1963): Zonation of mountain birch forest in northernmost Fennoscandia. Ann. Bot. Soc. Vanamo **34**, 1—127.

Hansson, L. (1967a): Index line catches as a basis of population studies on small mammals. Oikos **18**, 261—276.

— (1967b): Population densities of small rodents in forest habitats in South Sweden in 1963—66. Acta Univ. Lund. Sect II 1967, **12**.

— (1969): Spring populations of small mammals in central Swedish Lapland in 1964—68. Oikos **20**, 431—450.

— (1971): Habitats, food and population dynamics of the field vole *Microtus agrestis* (L.) in south Sweden. Viltrevy **8**, 267—378.

— (1972): Evaluation of the small quadrat method of censusing small mammals. Ann. Zool. Fennici **9**, 184—190.

— (1974a): Nya utbredningsuppgifter för gråsiding, med synpunkter på eventuell konkurrens med skogssork. Fauna Flora **69**, 91—94.

— (1974b): Small mammal productivity and consumption in spruce forest and reforestation in South Sweden. Oikos **25**, 153—156.

— (1975): Comparison between small mammal sampling with small and large removal quadrats. Oikos **26**, 398—404.

— Hoffmeyer, I. (1973): Snap and live traps efficiency for South Scandinavian small mammals. Oikos **24**, 477—478.

Jensen, T. Secher (1975): Population estimations and population dynamics of two Danish forest rodent species. Vid. Medd. Dansk. Naturh. For. **138**, 65—86.

Kalela, O. (1971): Seasonal trends in the sex ratio of the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). Ann. Zool. Fennici **8**, 452—455.

Krebs, C. J.; Myers, J. H. (1974): Population cycles in small mammals. Adv. Ecol. Res. **8**, 268—399.

Lundqvist, L.; Nilsson, A.; Hansson, L. (1973): Vinterfortplantning hos rödsork. Fauna **26**, 216—217.

Myllymäki, A. (1970a): Population ecology and its application to the control of the field vole, *Microtus agrestis* (L.). EPPO Publ. Ser A **58**, 27—48.

— (1970b): Productivity of a free-living population of the field vole, *Microtus agrestis* (L.). In: Petrusewicz, K. and Ryszkowski, L. (eds.) Energy flow through small mammal populations. pp. 255—265.

— (1975): Social mechanisms in the population control of microtine rodents. Ecol. Bull. **19**, 241—254.

— Christiansen, E.; Hansson, L. (1977): Five-year surveillance of a small mammal abundance in Scandinavia. EPPO Bull. **7**, 385—396.

Myrberget, S. (1973): Geographical synchronization of cycles of small rodents in Norway. Oikos **24**, 220—224.

Nilsson, A. (1971): *Sorex isodon* Turov, en för Skandinavien ny näbbmusart. Fauna, Flora **66**, 253—258.

— (1974a): Distribution, host relations, and seasonal occurrence of *Ixodes trianguliceps* Birula (Acari) in Fennoscandia. Folia parasitol. (Praha) **21**, 233—241.

— (1974b): Host relations and population changes of *Ixodes trianguliceps* (Acari) in northern Scandinavia. Oikos **25**, 315—320.

— (1975): Parasitism of female *Ixodes trianguliceps* by the males. Oikos **26**, 295—298.

Reichstein, H. (1956): Zur Dynamik der Sexualproportionen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Z. Säugetierkunde **21**, 184—191.

Svendsen, J. A. (1957): The behaviour of lumbricides under moorland conditions. J. Anim. Ecol. **26**, 423—439.

Zejda, J. 1964): Development of several populations of the bank vole *Clethrionomys glareolus* Screb. in a peak year. Zool. Listý **13**, 15—30.

Authors' addresses: Prof. Dr. Lennart Hansson, Department of Vertebrate Ecology, Swedish Agricultural University, S–750 07 Uppsala; Dr. Jan Löfqvist, and Dr. Anders Nilsson, Department of Animal Ecology, University of Lund, S–223 62 Lund

Trap mortality in *Microtus agrestis* (L.)

By P. N. Ferns

From the Department of Zoology, University College, Cardiff
Director: Prof. D. Bellamy, D. Phil.

Receipt of Ms. 2. 6. 1977

A certain amount of trap mortality seems to be an inevitable by-product of any small mammal live-trapping programme, even when adequate food, bedding and shelter are available to the captured animals. If the cause of death is readily identifiable, steps can often be taken to reduce the mortality. For example, if wet bedding appears to be responsible (Corke 1967), traps can be provided with waterproof and insulating covers (Shaw and Milner 1967). In a recent study of trap mortality, Perrin (1975) concluded that no single factor was responsible, but that environmental variables including extremes of temperature, rainfall and insolation were particularly important. In many respects, it is the remaining unexplained mortality which is of the greatest interest, because it many provide a clue to the physiological condition of the animals in the population under investigation. For example, Platt (1968) has suggested that trap mortality tends to be high when populations are undergoing declines and that the number of trap deaths may, therefore, provide an indication of population "stress". The present study was carried out only a few

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 92—101

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

kilometres west of PERRIN's site in south-west Britain, and this analysis was made in order to determine whether environmental variables or population factors were most important in producing trap mortality.

Methods

The study area and trapping methods have been described elsewhere (FERNS 1976, and in litt.) and so only a brief outline will be given here. A grid of 196 Longworth traps were employed in a young larch plantation covering 0.64 ha of abandoned meadow, dominated by rank grasses. The plantation was situated at Darnaford, near Exeter, Devon, England (50 ° 42 ′ N, 3 ° 36 ′ W), and a minimum of four days of trapping were carried out on 20 separate occasions between April 1967 and April 1969. Approximately 15—20 g of whole oats were placed in the nest-box portion of each trap, covered by a twist of hay weighing about 10 g to provide bedding (all quantities were judged by eye when setting the traps). A further quantity of whole oats was spread inside the entrance tunnel, and just outside it, to act as bait. Each trap was set in a well hidden and sheltered position with the entrance facing downhill to ensure efficient drainage.

Traps were visited once per day in the mornings and all *Microtus agrestis* (L.) were individually marked by toe-clipping. The animals were weighed at every capture in small polythene bags, using Pesola spring balances of 100 g capacity. These bags were home made, measuring only 8 × 5 cm, and were fitted with a small drawstring. Their small size and low weight (less than a gram) enabled reasonably accurate weighings to be made, even under difficult wet or windy conditions.

During the course of the two years of study, over 3,600 captures of small mammals were made, of which about 48 % were of *Microtus agrestis*. The total number of individuals of this species which died in traps was 60, but since some of these died during subsidiary trapping outside the main four-day periods, the total sample size available for some of the analyses which follow was somewhat less than this. The sex of dead animals was determined by dissection and their age from eye lens weight (ASKANER and HANSSON 1967; MORRIS 1972). Whole eyes were fixed in 5 % formalin for a month, the lenses were then removed and fixed for a further month before drying for 24 hours at 80 °C prior to weighing. The weight-to-age conversion was based on data from a laboratory stock of the same species kept in Edinburgh by W. N. CHARLES (pers. comm.). The calorific value of the whole body (less the eyes) was determined for each animal using a Gallenkamp ballistic bomb calorimeter.



Fig. 1. Seasonal variations in trap mortality

Records of rainfall and temperature were obtained from the meterological station at Exeter airport, which is situated about 13 km ENE of Darnaford at a slightly lower altitude. Average temperatures in vole runways amongst grass tussocks on the study area itself were determined by the sucrose inversion method of BERTHET (1960). The BERTHET temperatures were about 0.5 °C lower on average than the airport temperatures, but this difference was sufficiently consistent that it is not unreasonable to use the airport minimum nightly temperatures as at least an index of the coldness experienced by animals in the study area itself.

Results

During the main trapping periods, 165 female and 139 male *Microtus agrestis* were captured of which 45 died, giving an overall mortality rate of 14.8 %. The sum of the number of individuals captured each month was 455 for females and 425 for males, giving an average mortality per trapping period of 5.1 % .The mortality rate per capture was 2.7 %. Of the grand total of 60 dead animals, 59 were dissected and of these, 43 were male and 26 female. The preponderance of males in this sample is significant ($\chi^2 = 4.2$, $p = 0.025$—0.050). Males were also more common amongst the 45 of these animals which died during the main trapping periods (30 males, 15 females, $\chi^2 = 5.0$, $p = 0.025 - 0.050$), despite the fact that fewer males than females were captured overall. Most of the extra mortality of males occurred during the spring (Table 1) at a time when the overall mortality (Fig. 1) appears to show a peak. There is, however, no significant difference between months in the number of deaths (e. g. for males in Table 1, assuming that a constant percentage of the catch should die each month, $\chi^2 = 24.3$, $p > 0.10$). Neither is there a significant difference when the months are arbitrarily grouped into four periods — spring (March—May), summer (June—August), autumn (September—November) and winter (December—February).

Within trapping periods, there is an uneven distribution of deaths, more occurring on the second and third days than on the first and fourth (Table 2), but this is mostly due to the fact that fewer animals were captured on the first and last days of trapping and the difference is thus not significant ($\chi^2 = 4.0$, $p > 0.10$). There is, however, a clear tendency for most deaths to occur to animals the first time they are captured in any trapping period (Table 3, $\chi^2 = 26.4$, $p < 0.001$). Also, a higher proportion of completely new animals tends to die each month compared with those who have some experience of capture in a previous trapping period (using the number of deaths in Table 4, corrected contingency $\chi^2 = 30.7$, $p < 0.001$).

There is no relationship between the percentage mortality in each month and the average nightly minimum temperature for the four days of trapping ($r = 0.37$, $p > 0.10$), but there is a significant negative correlation with the total rainfall for the period ($r = -0.46$, $p = 0.02 - 0.05$). Since it is unlikely that rainfall has any directly beneficial effect on survival in traps, this effect is presumably due to its association with some other variable.

The distribution of mortality within various weight classes differs significantly from that expected on the basis of a constant percentage of deaths per trapped animal in each case (Table 5, $\chi^2 = 12.7$, $p = 0.025 - 0.050$). This difference largely results from the small number of deaths which occurred in the 15—20 g class. This is the weight at which most animals overwinter and they suffer a low trap mortality at this time. A similar test cannot be conducted on the death rate in different age classes because the age distribution of neither the total population nor the captured sample is known. There is no marked indication, however, of either young or old animals suffering undue mortality (Table 6). Not surprisingly, the average age of those dying at the end of the non-breeding season in April (144 days) was somewhat greater than those dying in June and July (86 days).

There is no correlation between the numbers dying and the total number of animals captured ($r = 0.34$, $p > 0.10$) or the estimated population size ($r = 0.08$, $p > 0.10$). There is a significant negative correlation, however, between the minimal survival rates, calculated purely on the basis of the number of animals known to be alive at particular periods (Chitty and Phipps 1966), and the percentage trap mortality ($r = 0.58$, $p = 0.001 - 0.010$). In other words, trap mortality is correlated with mortality (and/or emigration) in the population as a whole. Trap mor-

Table 1

Number of animals dying in the first four days of each trapping period

The date given is that of the first day of each period

Date	Males	Females
25/4/67	2	2
31/5/67	1	5
12/7/67	5	1
22/8/67	1	0
23/9/67	0	0
3/11/67	2	0
17/12/67	0	1
26/1/68	1	1
1/3/68	2	0
5/4/68	1	1
10/5/68	0	0
14/6/68	4	2
19/7/68	4	0
30/8/68	1	0
4/10/68	1	2
8/11/68	3	0
13/12/68	0	0
26/2/69	2	0
3/4/69	0	0
24/4/69	0	0

Table 2

Distribution of deaths according to the day of the trapping period

Day	Number of animals captured	Number dying	Expected number dying
1	349	6	9.2
2	448	16	11.8
3	451	14	11.8
4	429	8	11.3

Table 3

Distribution of deaths according to the number of previous captures within each trapping period

Previous captures	Number of animals captured	Number dying	Expected number dying
0	323	38	19.5
1	277	10	16.7
2	136	2	8.2
3	98	3	5.9

Table 4

Number of animals dying on different capture occasions

The total number of captures in each category is given in brackets (note that the number of deaths appear to be independent of the number of captures)

	Day of initial capture	Subsequent days
Captures during the trapping period of initial capture	23 (304)	5 (297)
Captures during subsequent trapping periods (i.e. animals with some previous experience of capture)	14 (576)	8 (551)

Table 5

Distribution of deaths according to body weight

Weight class (g)	Number dying	Expected number dying
≤ 9.9	3	1.0
10.0-14.9	8	4.9
15.0-19.9	14	24.1
20.0-24.9	12	11.7
25.0-29.9	10	7.3
≥ 30.0	5	2.9

Table 6

Distribution of deaths according to age

Age range (days)	Number dying
0-24	4
25-49	4
50-74	7
75-99	5
100-124	12
125-149	2
150-174	9
175-199	7
200-224	0
225-249	1

Table 7

Average change in weight (g) between first and second captures when they occured on consecutive days

The sample size is given in brackets

Trapping period	Weight class ⩽ 19.9g	20.0-29.9g	⩾30.0g	All animals
April 1967	+0.35 (10)	+0.22 (9)		+0.29 (19)
May/June "	-0.50 (8)	-0.75 (10)		-0.81 (21)
July "	-1.35 (7)	-0.95 (11)		-1.08 (20)
August "	-1.35 (9)	-1.20 (10)		-1.24 (20)
September "	-0.83 (9)	-0.13 (12)		-0.57 (22)
November "	+0.10 (31)	+0.09 (9)		+0.10 (40)
December "	+0.17 (18)	-0.23 (9)		+0.03 (27)
January 1968	+0.39 (20)	-0.11 (12)		+0.20 (32)
March "	+0.07 (16)	-1.24 (12)		-0.49 (28)
April "	-0.13 (9)	-0.74 (10)		-0.43 (20)
May "		+0.96 (7)		+0.91 (10)
June "		+0.94 (7)	-4.02 (6)	-1.35 (13)
July "	-0.98 (9)	-0.93 (6)		-1.03 (17)
Aug./Sept. "				+0.83 (8)
October "		-0.82 (5)		-0.96 (8)
November "	+0.67 (7)			+0.27 (12)
December "				-0.04 (9)
February 1969				-0.84 (7)

tality is also significantly correlated with the overall weight change of animals between first and second captures on consecutive days (Table 7, $r = -0.57$, $p = 0.01 - 0.02$). The relationship between these two variables is shown in Fig. 2,

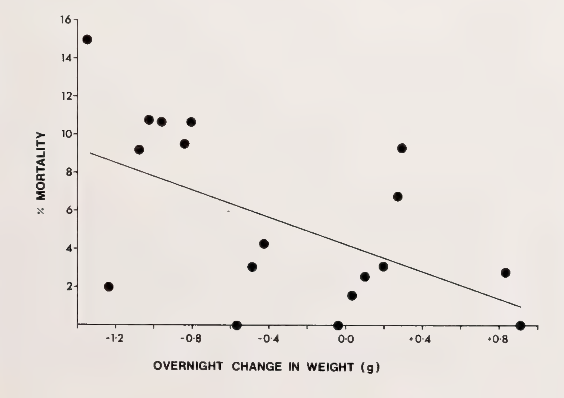


Fig. 2. Trap mortality in relation to weight change between consecutive captures. Each point represents the average for a single trapping period

together with the regression line fitted by least squares. Both males and females were included in the calculation of weight change in traps, though pregnant females showing signs of vaginal distention were excluded since they might have lost embryos or neonates. Weight losses occurred more commonly than weight gains, the largest losses being recorded in mid-summer and the briggest gains in spring or autumm. Larger animals tended to lose more weight than small ones; for example, the average weight change in the 11 months for which estimates are available in both of the smaller weight classes in Table 7, was — 0.37 g for animals under 20 g, and —0.54 g for animals between 20 and 30 g. This difference is more than can be accounted for by the difference in the relative weights of the two groups of animals involved.

Discussion

The overall trap mortality per capture at 2.7 % is fairly typical for microtines captured in Longworth traps. This figure is close to the 2.1 % recorded by Perrin (1975), but rather greater than that achieved by Buech (1974) using a specially designed trap with a large nest box. The latter trap was intended for use under particularly severe conditions including snow, and during initial trials the mortality rate was only 0.3 %. A variety of other methods have also been developed to cope with the problem of trapping during very cold conditions (Miller and Getz 1968; Iverson and Turner 1969). In the mild climate of south-west Britain, cold weather mortality is obviously not a significant factor. High temperatures are a different matter, and Perrin (1975) found that temperatures above 18.3° C did result in a significant increase in the number of trap deaths. In the present study, care was taken to ensure that traps were placed in shaded locations and no such effect was observed, although individual cases of moribund or dead animals in very warm weather did occasionally occur. As temperatures in general rise, there is likely to be can increasing problem of replacing water loss for interned animals and in some circumstances, the addition of pieces of apple or potato to the trap is advisable.

It is clear from all the available studies of trap mortality that the category of animals which suffer most severely are those being captured for the first time. Chitty (1937) noted this when using the "Tring" trap, which was the forerunner of the Longworth trap, and he suggested that slowness in learning to eat grain might be one possible explanation. Perrin's results showed that more deaths tended to occur in the later part of each trapping period, including those which involved new captures, and this led him to suggest that the traps might have been "conditioned" by the previous occupants. Such "conditioning" might have involved dampness of the bedding caused by condensation and contamination with urine. A similar effect could also be produced by the exhaustion of the food supply within the trap, and it is thus important to see that this is replenished. The 15—20 g supplied in the present case is more than adequate to last one animal for four days of continuous occupation, but there is always the possibility of spillage when extracting animals from the traps.

The fact that the maximum trap mortality occurred at a time when mortality in the population as a whole was high, suggests that the condition of the animals themselves may be an important factor. If the year is divided into a breeding and nonbreeding season on the basis of external signs of reproductive activity (50 % of males with scrotal testes, or 35 % of females palpably pregnant or actively lactating), there is a significantly higher trap mortality in the breeding season (χ^2 % 4.7, p = 0.025—0.050). The breeding season, defined in this way, lasted

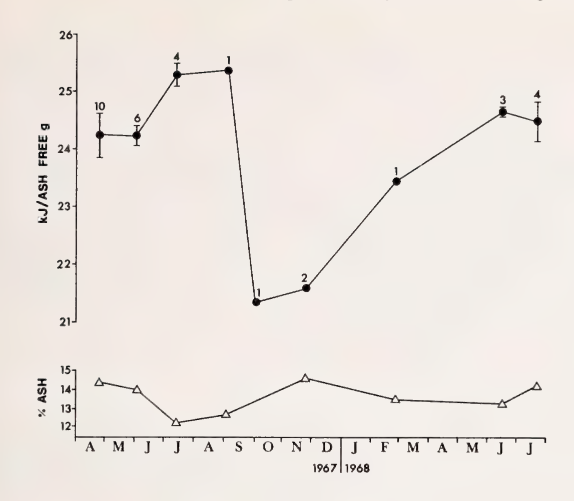


Fig. 3. Average energy and ash contents of animals dying in traps. The sample size and one standard deviation on either side of the mean are indicated in the case of the energy content

from April to November. The result of this test is particularly interesting in view of the fact that previous tests failed to reveal any significant seasonal component to the mortality.

The main period of high death rates (Fig. 1) is in the early part of the breeding season and corresponds to the time when the highest growth rates of individual animals occurs. Not only are animals growing rapidly at such times, but they are already of high body weight and should have good bodily food reserves. For example, their energy content (Fig. 3) is high, and their ash content is low, as a result of the high proportion of fat plus flesh to total body tissue at this time of year. In such a condition, animals should be more, and not less, capable of withstanding confinement in traps.

All this evidence taken together, suggests that some as yet unidentified factor causes a loss of the ability to adapt to initial capture, particularly in the case of males, during the breeding season. It is known that the males of several species of small mammal become more active during the early part of the breeding season (Kikkawa 1964) and also that they are more aggressive then (Sadleir 1965; Turner and Iverson 1973). Such animals may spend a great deal of time in attempting to escape, rather than settling down within the traps. Because of their large size and good food reserves, it seems likely that dehydration is the most important proximate cause of death, rather than starvation. This may be exacerbated by the fact that temperatures are often high at this time of year. However, the ultimate cause of death remains speculative at present.

Any factor tending to decrease viability is likely to increase the number of trap deaths, and it is not surprising to find a higher mortality in declining populations, as reported by Platt (1968). Whether such trap mortality is at all useful as an indicator of "stress" is rather doubtful. Apart from the difficulties of defining precisely what is meant by such "stress", the number of trap deaths is anyway an extremely crude yardstick. A much more valuable and sensitive index of the reaction to trapping can be obtained from the overnight weight loss, as measured in Table 7.

Chitty and Phipps (1966) describe some examples of marked changes in the survival of *Microtus agrestis* which they considered to be due to changes in behaviour within the population, in particular an increase in the aggressiveness of young animals. Turner and Iverson (1973) have shown that associations between aggressiveness and survival do exist in *Microtus pennsylvanicus*. One particular month in the present study does stand out as being of special interest in this regard. In June

1968, animals over 30 g in weight showed a quite remarkably high overnight weight loss in traps (Table 7), whereas those in the range 20—30 g actually gained weight. This month had the greatest trap mortality of any in the study and it was the heavier animals which suffered it. Minimum survival rates in the population as a whole were poor between June and July, and the growth rate was exceptionally low. Clearly, some kind of change had occurred within the population during June which caused a dramatic reduction in viability of the larger animals. The cause of this change remains a mystery, though competition with younger animals is clearly a strong candidate. To cause the observed increase in trap mortality, this competition would have to produce an effect in the absence of direct confrontation, since the trap effectively prevents this from occurring.

Acknowledgements

I would like to thank G. G. Vickers and I. J. Linn, who supervised the work, and M. R. Perrin whose own study of trap mortality prompted me to undertake this analysis. The field work was conducted during the tenure of a Science Research Council research studentship at the University of Exeter.

Summary

71 % of the trap deaths during a two-year study of *Microtus agrestis* in south-west Britain occurred amongst animals being captured for the first time. Trap mortality was highest during the breeding season, and males were affected to a greater extent than females. The number of deaths was not correlated with population size, numbers captured, or environmental temperature, but there were significant inverse correlations with minimum population survival rate and with rainfall. Trap mortality tended to be high at times when the average weight loss of live-trapped animals between consecutive captures was high. These findings are consistent with the view that the main proximate cause of death was dehydration or starvation through failure to consume the food supplied in the trap. There are, in addition, factors which make this failure more likely to occur to males in the breeding season, and these could be related to the increased levels of aggression and activity which are found at this time.

Zusammenfassung

Fallensterblichkeit bei Microtus agrestis

Bei periodischen Lebendfängen von *Microtus agrestis* im südwestlichen Großbritannien im Verlauf von 2 Jahren betrafen 71 % der Todesfälle Tiere, welche zum erstenmal in die Fallen geraten waren. Die Fallensterblichkeit erreichte ihren Höhepunkt während der Fortpflanzungsperiode und war bei ♂♂ häufiger als bei ♀♀. Sie stand nicht in Beziehung zur Populationsdichte, zur Zahl der gefangenen Tiere oder zur Temperatur. Dagegen nahm sie mit sinkender Überlebensrate in der Population und mit abnehmenden Niederschlägen zu. Die Fallensterblichkeit war besonders hoch, wenn für die lebend erbeuteten Tiere aufeinanderfolgender Fangperioden besonders starke Gewichtsverluste festgestellt wurden. Überwiegend dürften deshalb die Todesfälle dadurch verursacht worden sein, daß die Tiere die in den Fallen bereitgestellte Nahrung nicht angenommen haben und verhungert oder verdurstet sind. Die Tendenz, daß vor allem ♂♂ während der Fortpflanzungszeit sterben, könnte mit der dann höheren Aktivität und Aggressionsbereitschaft zusammenhängen.

Literature

Askaner, T.; Hansson, L. (1967): The eye lens as an age indicator in small rodents. Oikos **18**, 151—153.

Berthet, P. (1960): La mesure ecologique de la temperature par determination de la vitesse d'inversion due succharose. Vegetatio **9**, 197—207.

Buech, R. R. (1974): A new live-trap and techniques for winter trapping small mammals. Can. Field Nat. **88**, 317—321.

Chitty, D. (1937): A ringing technique for small mammals. J. Anim. Ecol. **6**, 36—53.

Chitty, D.; Phipps, E. (1966): Seasonal changes in survival in mixed populations of two species of vole. J. Anim. Ecol. **35**, 313—331.
Corke, D. (1967): The deaths of small mammals in live-traps. J. Zool., London, **153**, 552.
Ferns, P. N. (1976): Diet of a *Microtus agrestis* population in south west Britain. Oikos **27**, 506—511.
Iverson, S. L.; Turner, B. N. (1969): Under-snow shelter for small-mammal trapping. J. Wildl. Mgmt. **33**, 722—723.
Kikkawa, J. (1964): Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. J. Anim. Ecol. **33**, 259—299.
Miller, D. H.; Getz, L. L. (1968): A method to reduce winter trap mortality. J. Mammal. **49**, 147.
Morris, P. (1972): A review of mammalian age determination methods. Mammal Rev. **2**, 69—104.
Perrin, M. R. (1975): Trap deaths. Acta theriol. **20**, 167—174.
Platt, A. P. (1968): Differential trap mortality as a measure of stress during times of population increase and decrease. J. Mammal. **49**, 331—335.
Sadleir, R. M. F. S. (1965): The relationship between agonistic behaviour and population-changes in the deermouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner). J. Anim. Ecol. **34**, 331—352.
Shaw, M. W.; Milner, C. (1967): The use of insulating covers for Longworth traps. J. Zool., London, **153**, 546—551.
Turner, B. N.; Iverson, S. L. (1973): The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. Ecology **54**, 965—981.

Author's address: Dr. Peter N. Ferns, Department of Zoology, University College, P.O.Box 78, Cardiff CF1 1XL, Wales, United Kingdom

A ciliated epithelium covering the inner surface of the glove finger in *Balaenoptera physalus* Linnaeus, 1758

By W. L. van Utrecht

Institute of Taxonomic Zoology (Zoological Museum), University of Amsterdam

Receipt of Ms. 8. 9. 1977

Abstract

Studied the glove finger in *B. physalus*, which is protruding from the bulla tympani into the external auditory meatus. Histological examination revealed that the inner surface of this structure is covered by an epithelium which is composed of ciliated cells alternating with secretory cells. The presence of this epithelium allowed some conclusions about the origin of the glove finger in Balaenopteridae.

Introduction

The epithelium covering the meatal surface of the glove finger in *B. physalus* is described by Ichihara (1959) while Purves (1955) studied the histology of the earplug, formed on and for the main part by this epithelium. Ichihara also gives a short description of the glove finger.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 101—107

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

The glove finger is a hollow thick-walled and dome-shaped protrusion, penetrating over a relatively short distance from the bulla tympani into the external auditory meatus (fig. 1). It is composed of a number of layers of connective tissue, in which the fibres in each layer are running in a different direction. The meatal surface of this thick membrane is covered by an epithelium, which is of epidermal origin and is not or only slightly pigmented. During the embryonal development in the Balaenopteridae, considerable changes occur in the shape of the tympanic membrane. FRASER and PURVES (1960) mention the fact that in a 6 inch foetus of the Humpback whale *(Megaptera novaeangliae)* the tympanic membrane is still in a horizontal position. HANKE (1914) found that in the foetus of the Balaenopteridae the tympanic membrane at first had the same form as in other mammals. In later stages of the development, however, at least a part of the membrane protrudes into the external auditory meatus.

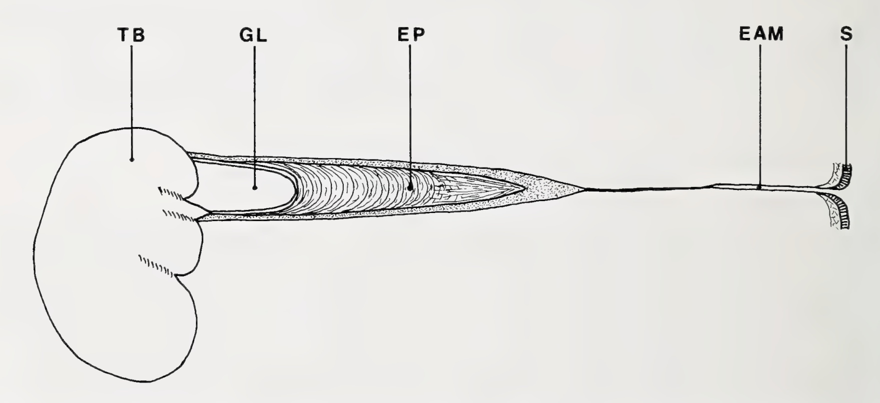


Fig. 1. Scheme showing the position of the glove finger in *B. physalus* in relation to the bulla tympani and auditory meatus. TB = tympanic bulla; GL = glove finger; EP = ear plug; EAM = external auditory meatus; S = skin

VAN KAMPEN (1905) is of the opinion that the cavity of the glove finger is a secondary part of the tympanic cavity, while BEAUREGARD (1894) homologizes the lumen of the glove finger with one of the accessory air sacs. FRASER and PURVES (1954, 1960) disagree with the opinion that the glove finger is "the" tympanic membrane. In their view the homologue of the tympanic membrane is the triangular ligament inserted into the manubrium of the malleus. They consider the glove finger to be a derivative of the pars flaccida of the tympanic membrane (FRASER and PURVES 1960), so the tympanic membrane in the Balaenopteridae should be composed of a fibrous ligament and the glove finger. In the literature the descriptions of the tympanic membrane are mainly devoted to man. Only from a few other mammals short descriptions exist. A ciliated epithelium is only found on the walls of the tympanic cavity and also in the immediate vicinity of the annulus tympanicus. As far as could be ascertained with respect to the middle ear of the Cetacea, no descriptions exist of a ciliated epithelium covering the inner side of the glove finger.

Material

From a number of female Fin whales the external auditory meatus was excised for collecting the earplugs. The meatus was cut from the bulla tympani, immediately at this bone and therefore at the basis of the glove finger. The whole meatus was released from the skull

and preserved in formalin 5 %. This fluid was renewed several times and the material was stored for about eight months. After removal of the earplug from the meatus and from the glove finger, blocks of tissue were cut from different parts of the glove finger, going from the apex to its sides, in the plane of its greatest width. After dehydration and embedding in parafin, microscopic sections 5 µm thick were made in the convential way. The sections were stained with haemalum eosin, the Crossmon technique, iron haematoxilin Haidenhain, and Gomöri silver staining. The examination of the sections was done with a normal light microscope.

Results

In a section of the glove finger of the Fin whale, parallel to the plane of its greatest width, the following components are present:

a. Epithelium covering the meatal surface. This epithelium which is of epidermal origin, sometimes forms papillae of various sizes (fig. 2). These papillae are not present in the material of all animals examined. However, when present they are always found at the apex of the glove finger. The epithelium is composed of a stratum basale, a stratum spinosum and an interrupted stratum, formed by large vacuole-like cells which contain large granulae. This latter layer turns into the layered mass forming the earplug.

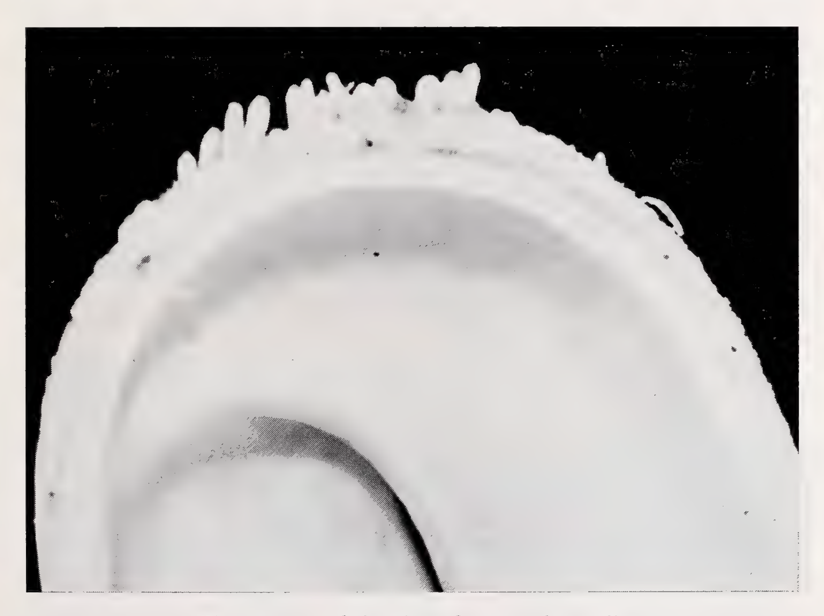


Fig. 2. Apex of the glove finger with papillae

b. Underneath the stratum basale of the epithelium is a thin layer of fine loose fibrils forming the argentophylic network. In this layer numerous capillaries are present.

c. The central part of the wall forming the glove finger, consists of a thick mass of collagen fibrils. It consists of three layers of coarse fibrils. The first layer has its fibrils mainly running in the plane of the section and parallel to the outer surface of the glove finger. In the second layer, which makes up the main part of the total thickness of the glove finger, the fibrils run in a direction more or less perpendicular to the direction of the fibres in the first layer. Here also a number of bundles of collagene fibres of relatively small diameter are present, which are also

perpendicular to the surface. The third layer of the central part of the wall of the glove finger consists of fibres which have the same orientation as found in the first layer.

d. Next to this mass of collagene fibrils, at the side of the lumen of the glove finger, there is again a thin layer of argentophylic fibrils, rich in capillaries (fig. 3).

e. The inner surface of the glove finger, enclosing the lumen which communicates with the lumen of the cavum tympani, is covered by an epithelium composed of high columnar cells (fig. 3, 4). At certain points the cells of this epithelium are higher and form protuberances into the lumen of the glove finger (fig. 5). These protuberances are irregularly distributed over the epithelium.



Fig. 3. Argentophylic network and ciliated cells lining the lumen of the glove finger



Fig. 4. Alternating ciliated cells and secretory cells

The thick central zone of collagenous connective tissue mentioned above, contains the arteries and veins which supply the capillaries immediately underneath both epithelia.

The cells of the epithelium lining the lumen of the glove finger are about 40 μm high. In this epithelium two types of cells are present. In one type the nucleus is invariably at the base of the cell. In the second type the nucleus is about half-way between the basis and the apex of the cells (fig. 4). The two types of cells alternate with each other. The cells with the basal nucleus have a dome shaped apex, while the other cells with their nucleus about half-way down their height, bear ciliae and have also darker cell contents in the sections stained with the Crossmon technique. The non-ciliated cells have light staining cell contents.

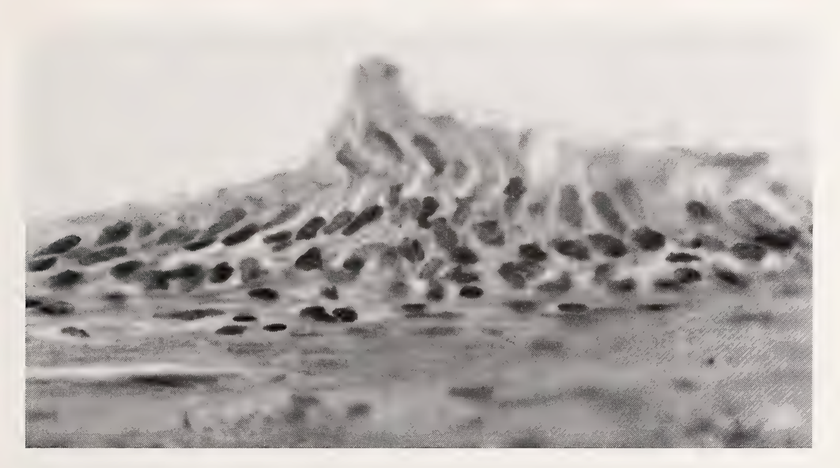


Fig. 5. Group of ciliated cells protruding into the lumen of the glove finger

In the various parts of a section, the non-ciliated cells seem to be in different stages of development of their dome shaped apex. All stages between a nearly flat apex, through intermediate stages with an elongated droplike body at the apex, to a nearly constricted apical part of the cell are present in one section. None of these cells are found to have a burst apex. It seems likely that these are secretory cells. In most of these cells the apical part has the largest diameter and often contains a large vacuole. From the apex to their basis these cells become slightly narrower, to reach at last the same diameter as the basal nucleus has.

The ciliated cells have a flat apex, present as a dark line. This line is formed by a row of granulae at which the ciliae are implanted in the cell. Each granula bears a filament. The nucleus is here situated in the upper half of the cell. At their basis the body of these cells is narrow and fits in between the two adjacent non-ciliated cells. In the dark staining ciliated cells, except for the nucleus, fine structures are hard to distinguish. This is probably due to the preservation, inadequate for these structures and to the long time of storage. However, in sections about 1 μm thick, fibrillary structures can be distinguished, running from the apical granulae in the direction of the basal half of the cells. The light staining cells on the contrary have foamlike contents. The apical pole of the oval nucleus of these secretory cells is often flattened against the large apical vacuole.

Discussion

In their study of the glove finger and the earplug in the Fin whale, ICHIHARA (1959) only described the histology of the epithelium covering the meatal side of this membrane, while PURVES (1955) gives a description of the earplug and its epithelium. The ciliated epithelium lining the lumen of the glove finger did not attract their attention. Neither did REYSENBACH DE HAAN (1957) mention its presence on the tympanic side of the membrana tympani and related structures in Odontoceti and Mystacoceti.

FRASER and PURVES (1954, 1960) and PURVES (1955) are of the opinion that the glove finger is a derivative of the pars flaccida of the membrana tympani. They mention the presence of a ciliated epithelium only at the entrance of the glandular ducts and on the exposed surface of the middle ear. They do not mention the presence of such an epithelium on the tympanic surface of the glove finger.

KOLMER (1927) points to the presence of a ciliated epithelium on the side of the membrana tympani, facing the cavum tympani in man, but only in the vicinity of the annulus tympanicus, and going from there in bands to the entrance of the Eustachian tube. BÜTSCHLI (1921) only mentions the possibility of the presence of a ciliated epithelium, covering the walls of the cavum tympani. This may mean, in his opinion, that the ciliated epithelium is not a regular feature in all species of vertebrates. BOENNINGHAUS (1903) described the presence of an epithelium of cylindrical cells in the various air sacs and cavum tympani in *P. phocoena*. This epithelium consists of glandular cells with dispersed groups of ciliated cells. When the lumen of the glove finger is a secondary part of the cavum tympani (VAN KAMPEN 1905), or a secondary air sac (BEAUREGARD 1894) where ciliated epithelium is present, it is reasonable that the walls of this part formed by the glove finger are covered by a ciliated epithelium, in which also secretory cells are present.

In the interpretation concerning the origin of the glove finger in the Balaenopteridae two opinions oppose each other:

a. The glove finger is a derivative of the pars flaccida of the tympanic membrane (FRASER and PURVES 1960).

b. The lumen of the glove finger is a secondary part of the tympanic cavity (VAN KAMPEN 1905) or is a part of the system of accessory air sacs (BEAUREGARD 1894).

When the opinion mentioned under a. is true one may not expect to find a ciliated epithelium covering the inner surface of the glove finger, except in the immediate vicinity of the annulus tympanicus. However, when the lumen of the glove finger is a part of the tympanic cavity or when it is a secondary air sac (b.), it is very clear that a ciliated epithelium may form the lining of the walls of such a lumen. The presence of the ciliated epithelium along the whole inner surface of the glove finger, as described above, is in favour with the opinion that the glove finger is a protrusion of the part of the tympanic membrane adjacent to the annulus tympanicus, and that it is homologous with the region described by KOLMER (1927).

Originally the development of the tympanical membrane in the Balaenopteridae is the same as in other mammalian species, and shows also the same features. However, in later stages of the foetal development the glove finger starts to develop and grows out into the external auditory meatus. So there is a possibility that the epithelium covering the walls of the cavum tympani grows out together with the growing glove finger. Hence the presence of this ciliated epithelium on the inner surface of the glove finger is not necessarily contradictory with the opinion of FRASER and PURVES (1954, 1960) that the glove finger is a part of the membrana tympani.

Zusammenfassung

Ein cilientragendes Epithel als innere Auskleidung des „glove finger" im Ohr von Balaenoptera physalus Linnaeus, 1758

Histologische Untersuchungen des „glove finger" von *Balaenoptera physalus* zeigen, daß die innere Oberfläche mit einem Epithel aus hochzylindrischen Zellen ausgekleidet ist. In diesem Epithel sind zwei Typen von Zellen zu unterscheiden. Cilientragende Zellen wechseln mit sezernierenden Zellen ab. Ein derartiges Epithel kleidet zum Teil auch die Wände des Cavum tympani aus. Wahrscheinlich ist das Epithel zusammen mit dem sich entwickelnden „glove finger" von hier aus gewachsen. Dadurch wird möglicherweise die Vorstellung belegt, daß der „glove finger" aus einem Teil der Membrana tympani entstanden ist, welcher an den Annulus tympanicus grenzt, und daß sein Lumen eine Fortsetzung des Cavum tympani darstellt.

References

Beauregard, H. (1894): Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères. J. Anat. Paris **30**, 367—413.

Boenninghaus, G. (1903): Das Ohr des Zahnwales. Zool. Jahrb. (Anat. Ont.) **19**, 189—360.

Bütschli, O. (1921): Vorlesungen über die Vergleichende Anatomie. Berlin: J. Springer.

Fraser, F. C.; Purves, P. E. (1954): Hearing in Cetaceans. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.) **2**, 103—116.

— (1960): Hearing in Cetaceans. Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent Cetaceans. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) (Zool.) **7**, 1—140.

Hanke, H. (1914): Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äußeren und mittleren Ohres der Bartenwale. Jenaische Zschr. Med. Naturw. **51**, (N. F. 44), 487—524.

Ichihara, T. (1959): Formation mechanism of ear plug in Baleen Whales in relation to glove finger. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **14**, 107—135.

Kampen, P. N. van (1905): Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. Gegenbaurs Morph. Jahrb. **34**, 321—722.

Kolmer, W. (1927): Gehörorgan. In: Möllendorf, Handbuch der Mikroskopischen Anatomie des Menschen. Berlin: J. Springer. Bd. III, T. **1**, 250—478.

Purves, P. E. (1955): The wax plug in the external auditory meatus of the Mysticeti. Disc. Repts. **27**, 293—302.

Reysenbach de Haan, F. W. (1957): Hearing in Whales. Acta Oto-laryngol., Suppl. **134**, 1—114.

Werner, Cl. F. (1960): Das Gehörorgan der Wirbeltiere und Menschen. Leipzig: G. Thieme.

Author's address: Dr. W. L. van Utrecht, Institute of Taxonomic Zoology (Zoological Museum), University of Amsterdam, Plantage Middenlaan 53, NL-1018 DC Amsterdam

On a skin and skull of the Bali Tiger, and a list of preserved specimens of *Panthera tigris balica* (Schwarz, 1912)

By V. Mazák, C. P. Groves, and P. J. H. van Bree

Receipt of Ms. 6. 12. 1977

Abstract

Data on a skin and skull of a Bali Tiger specimen kept in the Museum Zoologicum Bogoriense, Bogor, Indonesia, are summarized in the present paper, and compared to the other known material on this tiger subspecies. A list of all the known specimens of the Bali Tiger preserved in various museums is given. It includes 4 skins and 7 skulls. Notes on the possibility of the present occurrence of tiger on the island of Bali are added.

Two of us (P. J. H. v. B. and C. P. G.) were able in the course of their trips to Indonesia to examine separately in the collections of the Museum Zoologicum in Bogor a specimen of the Bali Tiger.

Though briefly mentioned already by Sody (1949: 166, 168; quoted also by Mazák, 1976: 181, 187), the specimen in question has, until now, never been properly described. As museum material as well as any other evidence on the Bali Tiger are extremely scarce, we would like to present below a more detailed report on the Bogor Museum specimen, and to add a list of all the specimens of *Panthera tigris balica* (Schwarz, 1912) preserved in various zoological institutions that are known to us.

The Bogor Museum specimen of the Bali Tiger

1. The Bali Tiger specimen preserved in the collections of the Museum Zoologicum Bogoriense under the No. 6834 is represented by a skin and a skull of an adult female, collected by Mr. Th. Voorstad[1] on September 27, 1937 near the kampung (= village) of Sumber Kima in West Bali. The female was pregnant and four rather small foeti were removed when the body was dissected.

   Both the skin and skull are intact and very well preserved. The external measurements noted by the collector were as follows: Total length, 2460 mm; length of tail, 690 mm; length of ear, 81 mm. From these measurements we can calculate a head-and-body length of 1770 mm. This dimension however hardly reflects the actual head and body length measured "between pegs" in the flesh.

   In a previous paper (Mazák, 1976: 190) it was confirmed that the Bali Tiger is the smallest of all the tiger subspecies. Yet, the above mentioned head-and-body length of the Sumber Kima tigress corresponds, in fact, to a head-and-body length, measured "between pegs", of a fairly large female of the biggest tiger subspecies, viz. *Panthera tigris tigris* (Linnaeus, 1758), *Panthera tigris virgata* (Illiger, 1811) and, of course, *Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844) (cf. Mazák, 1967: 550; Mazák, in press). It may thus be claimed that the head-and-body length of the female Bali Tiger, the skin and skull of which are deposited in the Bogor Museum, shows the

[1] Van Bemmel (in Simon, 1969) states that the tigress was shot by a certain Mr. Wehlburg; similarly Sody (1949: 166) notes on the tigress concerned "leg. A. F. Wehlbrug, 27. 9. 1937". The last given spelling of the name of the hunter seems to be the correct one.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 108—113

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

List of Errata

Zeitschrift für Säugetierkunde Bd. 43 (1978) H. 2

VERLAG PAUL PAREY

In the article "On a skin and skull of the Bali Tiger, and a list of preserved specimens of *Panthera tigris balica* (Schwarz, 1912)" by V. MAZÁK, C. P. GROVES, and P. J. H. VAN BREE on p. 109 a misprint has to be corrected. The beginning of paragraph 2 reads as follows:

2. The Bogor skin shows all the characters of colouration and stripe pattern of the subspecies *Panthera tigris balica* as summed up in an earlier paper (cf. MAZÁK, 1976: 189). The ground colouration is very dark, the light coloured areas



Measurements of all the known skulls of the Bali Tiger, *Panthera tigris balica* (Schwarz, 1912)

	Senckenberg Museum No. 2576 ♀ sad. Den Pasar, South Bali Holotype	Stuttgart Museum ♀ ad. Medevi, Central Bali (after Hemmer 1969)	Stuttgart Museum ♀ ad. Poeloekan, Central Bali (after Hemmer 1969)	Bogor Museum No. 6834 ♀ ad. Sumber Kima, West Bali	British Museum (Nat. Hist.) No. 38.3.14.6 ♀ ad. Prapat Agoeng, West Bali	British Museum (Nat. Hist.) No. 37.12.1.2 ♂ ad. Sendang, N.C. Bali	British Museum (Nat. Hist.) No. 38.3.14.5 ♂ ad. Bali
Greatest length	252.0	266.0	266.0	266.5	262.7	297.6	295.0
Condylobasal length	229.0	238.0	239.0	240.0	238.5	267.3	266.5
Basal length I	212.0	219.0	221.0	224.0	220.4	248.7	248.0
Basal length II	205.6	—	—	216.0	212.0	239.5	239.5
Rostral breadth	71.0	—	—	75.5	76.1	85.8	87.0
Interorbital breadth	53.0	—	—	55.0	damaged	59.5	58.7
Postorbital breadth	55.0	51.5	51.0	58.5	damaged	55.3	56.2
Bizygomatic breadth	168.5	182.0	182.0	183.5	180.0	210.7	202.7
Mastoidal breadth	99.0	—	—	101.0	101.8	113.5	113.0
Supraoccipital breadth	46.5	—	—	50.0	49.0	52.2	51.4
Occipital height	70.0	—	—	73.5	71.4	84.0	81.0
Greatest length of nasals	78.5	—	—	87.0	88.0	97.0	98.0
Mandible length	166.0	174.0	176.0	181.5	173.5	197.4	196.7
Length of Pm^4	30.7/31.2	31.4/31.9	30.3/30.3	29.7/31.0	31.0/31.3	34.0/34.5	33.8/34.3
Length of M_1	22.0/21.8	23.0/22.5	23.4/22.9	—	22.8/23.0	24.7/23.9	25.3/25.0
$C — Pm^4$	79.0	—	—	86.0	81.8	88.8	90.0
$C — M_1$	—	—	—	98.0	95.0	104.0	106.0
$\frac{\text{Occipital height}}{\text{Supraoccip. breadth}}$	1.50	—	—	1.47	1.43	1.60	1.58

Remarks: Note a strikingly small individual variation in individual measurements of both the adult males and the adult females. All the measurements are given in millimeters and were taken as described in Mazák (1967, p. 559).

animal was measured either too carefully "over curves" or that the measurements were taken on the dressed and pegged-out skin. This statement is also substantiated by the evidence supplied by the skull measurements that are summarized in the Table, and that show quite explicitly the tigress in question was really a very small specimen. It may be presumed that its actual head-and-body length would had been about 1350 to 1450 mm if properly measured "between pegs".

2. The Bogor skin shows all the characters of colouration and stripe pattern of the specimen. It many be presumed that its actual bead-and-body length would have Mazák, 1976: 189). The ground colouration is very dark, the light coloured areas being limited in their extent and more or less purely white, while in other island tigers, i. e. the Javanese and Sumatran, a shade of the ground colour can be observed in these areas. The black stripes are broader than in an average Javan skin and more frequently duplicated, especially on flanks and hind quarters. Similarly as in other Bali Tiger specimens numerous lines of small dark spots situated between stripes, first of all on the back, flanks and hind legs as well as a somewhat less distinct dark marking on the frontal surfaces of fore legs are present also in the skin of the Sumber Kima tigress. The same may be said, too, of a rather typical marking on the head that is formed by three pairs of short and duplicated transverse stripes and one pair of single transverse stripes located on the forehead. For the pattern of the ventral and dorsal side of the Sumber Kima tigress skin, see fig. 1; for the marking of the head, fig. 2.

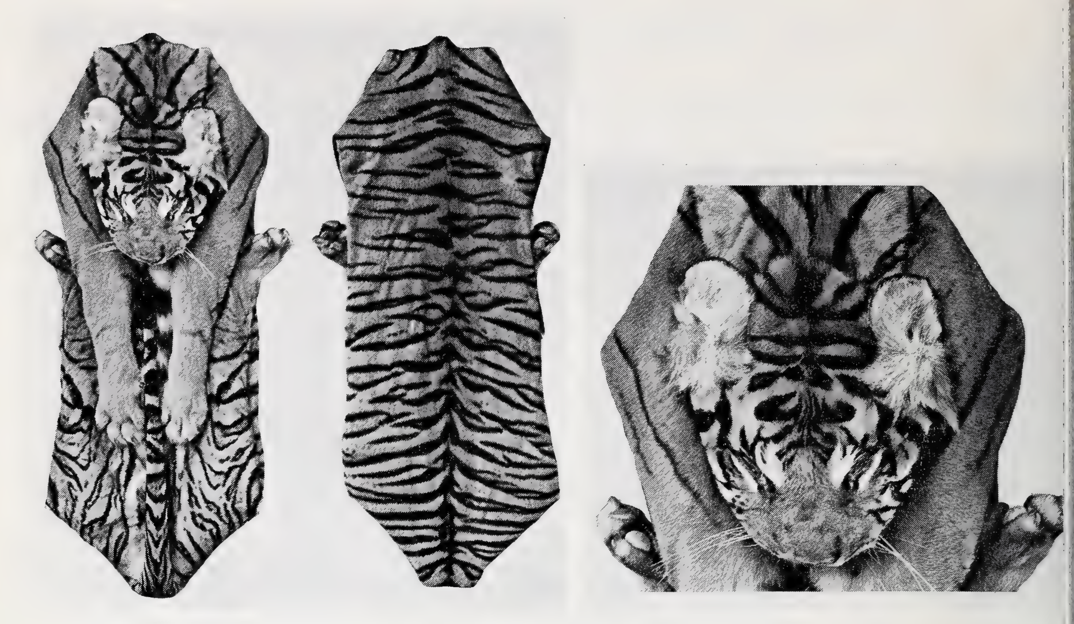


Fig. 1. Dorsal and ventral side of the Bali tigress skin in the Museum Zoologicum Bogoriense (MZB 6834) (after colour slides made by the third author). — *Fig. 2.* Pattern on the head of the Bali tigress skin (MZB 6834). For more details, see text

The hair is smooth and short, being longer however on the nape of neck. On the cheeks there are fine, yet not too distinct whiskers which is evidently due to the sex of the animal since male Bali Tigers the skins of which are kept in the British Museum (Natural History) in London display rather long and distinct whiskers (cf. Mazák, l.c.).

3. The skull of the Sumber Kima tigress, having all its basal sutures completely closed, is certainly that of an adult specimen and shows in its general structure all the typical features of Bali Tiger skulls, especially a narrow occipital plane, with its lateral margins being parallel and its upper margin forming an isosceles triangle.

   An analogous shape of the occiput is displayed also by skulls of the Javan Tiger, *Panthera tigris sondaica* (Temminck, 1844). It however seems that the occiput of the Javan skulls is still somewhat more elongated than that of the Bali skulls, as can be demonstrated by an index calculated as a quotient of the so-called "occipital height" and the "supraoccipital breadth" (cf. Mazák, 1976: 184–185)[2].

   This index shows in the skull of the Sumber Kima tigress a value of 1.47, which is in full accordance with the results found earlier. Values of the ratio "occipital height/supraoccipital breadth" of other Bali Tiger skulls are summarized in Table 1. Let us only add that in 16 skulls of adult males of the Javan Tiger the mean value of the index in question is 1.77, with a variation from 1.66 to 1.94, and s is 0.10. In 12 female skulls from Java the average value is equal to 1.67, with a variation from 1.60 to 1.80, s being 0.06 (cf. Mazák, l.c., Tab. 2).

[2] Occipital height is measured from the lower margin of the foramen magnum to the uppermost point of the occiput; the supraoccipital breadth is then taken as the smallest distance between notches of lateral margins of the occiput; the notch being situated approximately where sutura occipitoparietalis, sutura parietotemporalis and sutura occipitotemporalis meet.

As to the other features of the structure of the Bogor Museum skull they are, too, in accordance with characters usually quoted as typical for the Bali Tiger, namely the shape of nasals which are long and narrow, and the form of the osseous bullae, which seem to be slightly flatter than in other Sunda island tigers.

The sagittal crest is very low and weakly developed, protruding just some 7 or 8 mm above the level of the parietal bones in its posterior part.

Similarly as in the female Bali Tiger skull kept in the British Museum (Natural History) (No. 37.12.1.2) rudimentary second premolars are present in the both right and left maxillae, whilst in two male Bali Tiger skulls of the British Museum (Natural History) the second upper premolars are missing on both sides. It thus seems that an evolutionary trend towards the disappearance of the second upper premolars can be observed in the Bali Tiger.

A list of preserved specimens of the Bali Tiger

The seven specimens of the Bali Tiger, *Panthera tigris balica* (Schwarz, 1912) listed below are all that are known to the authors of this article to be preserved in various scientific institutions[3].

1. Senckenberg Museum, Frankfurt a. M.
   Museum Nr. 2576, skin and skull of a subadult (or very young-adult) female, shot in 1909 by K. Gründler in Den Pasar region in South Bali (cf. Schwarz, 1913: 73).
   Holotype of *Felis tigris balica* Schwarz, 1912
   First description: Schwarz (1912)
   Figures: Schwarz (1913: 71, 72), Mazák (1965, fig. 69).
2. Naturkunde-Museum, Stuttgart
   Museum No.: sine; skull of an adult female, orginating from Medevi, Central Bali; August 4, 1924.
   First description: Hemmer (1969)
   Figures: Hemmer (1969, fig. 1).
3. Naturkunde-Museum, Stuttgart
   Museum No.: sine; skull of an adult female, originating from Poeloekan (= Pulukan), Central Bali; September 16, 1926.
   First description: Hemmer (1969)
   Figures: Hemmer (1969, figs. 1, 2).
4. British Museum (Natural History), London
   Museum Nr. 37.12.1.2, skin and skull of an adult male from Sendang, N. C. Bali; received in the Museum on December 1, 1937.
   First description: Mazák (1976)
   Figures (of skull only): Mazák (1976, pl. I), Mazák (in press).

[3] After this article had been accepted for publication, we learned from Dr. C. Smeenk of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden, the Netherlands, that the Leiden museum very recently obtained the skin, skull and some limb bones of a Bali Tiger. The specimen (sex unknown), reg. nr 26135, was shot at Sendang, N. C. Bali, Indonesia, at the end of the dry season of probably the year 1931. The remains of this animal (leg. E. G. M. Croin, through N. Croin Michielsen, XII—1977), a young adult specimen with a condylobasal length of 236.0 mm, will soon be described and pictured. We are grateful that Dr. C. Smeenk, after hearing of this article, gave us the opportunity to enumerate already the Leiden museum specimen in this review.

5. British Museum (Natural History), London
   Museum No. 38.3.14.5, skin and skull of an adult male from "Bali Island"; received in the Museum on March 14, 1938.

   First description: MAZÁK (1976)
   Figures: –

   Note: Though no exact locality is given it is not excluded that the specimen originated from the same region of Bali as the specimen listed sub No. 6 of this list as the both of them came together and on the same date into the British Museum (Natural History).

6. British Museum (Natural History), London
   Museum No. 38.3.14.6, skull of an adult female from Prapat Agoeng, West Bali; received in the Museum on March 14, 1938.

   First description: MAZÁK (1976)
   Figures: –.

7. Museum Zoologicum Bogoriense, Bogor
   Museum No. 6834, skin and skull of an adult female, shot near the kampung of Sumber Kima, West Bali, on September 27, 1937.

   First description: mentioned by SODY (1949), described in this article.
   Figures: see this article.

Notes on the recent occurrence of tiger on the island of Bali

Though some authors state that tigers did not survive in Bali into the 1940's (cf. VAN BEMMEL, in SIMON, 1969) there is some evidence that these carnivores still occurred there at least as late as in the early 1950's (cf. MAZÁK, 1976: 191–192).

There is little cause to hope that the Bali Tiger might have survived to the present and we thus have to regard it as an extinct subspecies. It is not, however, without interest that during his visit to Indonesia in 1975 one of us (C.P.G.) was informed by Mr. I. MADE TAMAN, former Head of Wildlife Tourism, who comes from Bali, that people living in the vicinity of the Bali Barat Reserve, in the Northwest arm of Bali, insisted to him that there were still tigers in the reserve. Another of us P.J.H.v.B.), while staying in Bogor, Indonesia, in June, 1977 was even shown drawings of foot prints of a large cat recently found on Bali which were supposed to have been left by a tiger. Measurements of the foot prints none the less seemed to be too small for a tiger, even of a very small race like the Bali Tiger. They correspond rather to a medium-sized specimen of the Leopard, *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758), although as far as our knowledge goes this species has never been recorded from Bali.

It thus seems that all the data on the present occurrence of tiger on the island of Bali are more or less negative. Yet, according to Ir. H. PRIJONO HARDJOSENTONO, the Head of the Indonesian Nature Conservation Service, there is still an almost unaccessible mountain region in northwest Bali, covered with primary forest, that has not been so far checked for tigers. He doubts nevertheless that there would be enough food for tigers, however limited their population in the area in question might be (pers. comm. to P.J.H.v.B.). To avoid misunderstandings it may be useful to point out that the mentioned mountainous area includes the Bali Barat Reserve.

Acknowledgements

At this place we would like to express our most sincere thanks to Mr. BOEADI, MSc., and Dr. S. KADARSAN of the Bogor Museum, Indonesia, whose kind assistance was of the greatest help for our work.

Zusammenfassung

Über Fell und Schädel eines Bali-Tigers und eine Auflistung des Museums-Materials von Panthera tigris balica (Schwarz, 1912)

Schädel und Fell eines im Museum Zoologicum Bogoriense, Bogor, Indonesien, aufbewahrten Tigers werden beschrieben. Die Daten bestätigen die bisherigen Vorstellungen von den Besonderheiten der Bali-Unterart. Eine Liste aller bekannten Bali-Tiger in den Museen der Erde umfaßt 4 Felle und 7 Schädel. Die Unterart dürfte etwa um 1950 ausgestorben sein. Hinweise auf ein mögliches Überleben werden diskutiert.

References

HEMMER, H. (1969): Zur Stellung des Tigers *(Panthera tigris)* der Insel Bali. Z. Säugetierkunde **34**, 216—223.

MAZÁK, V. (1965): Der Tiger *Panthera tigris* Linnaeus, 1758. (1st ed.). Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. Die Neue Brehm-Bücherei **356.**

— (1967): Notes on Siberian Long-haired Tiger, *Panthera tigris altaica* (Temminck, 1844), with a Remark on Temminck's Mammal Volume of the "Fauna Japonica". Mammalia **31,** 537—573.

— (1976): On the Bali Tiger, *Panthera tigris balica* (Schwarz, 1912). Věst. Čs. spol. zool. (Acta Soc. Zool. Bohemoslov.) Prague **40**, 179—195.

— (in press): Der Tiger, *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758). (2nd ed.). Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. Die neue Brehm-Bücherei **356** (in press).

SCHWARZ, E. (1912): Notes on Malay Tigers, with Description of a new Form from Bali. Ann. Mag. nat. Hist. (London), Ser. 8, **10**, 324—326.

— (1913): Der Bali-Tiger. Ber. Senckenberg. Naturforsch. Gesellsch. in Frankfurt a. M., **44**, 70—73.

SIMON, N. (1969): Bali Tiger. Red Data Book. Vol. 1: Mammalia. I.U.C.N. Publ., Morges, Sheet Code No. MA/102/PANTH/TIG/BAL.

SODY H. J. V. (1949): Notes on some Primates, Carnivora and the Babirusa from the Indo-Malayan and Indo-Australian Region. Treubia, Buitenzorg, **20**, 121—190.

Authors' addresses: RNDr. VRATISLAV MAZÁK, Department of Zoology, National Museum, 115 79 Praha 1, Czechoslovakia; Dr. COLIN P. GROVES, Department of Prehistory and Anthropology, Australian National University, Canberra, A.C.T. 2600, Australia; Dr. PETER J. H. VAN BREE, Department of Mammals, Institute of Taxonomic Zoology, 36 Plantage Kerklaan, 1018 CZ Amsterdam, the Netherlands

Zur Kenntnis des Bergnyalas, *Tragelaphus buxtoni* (Lydekker, 1910), und des Bongos, *Taurotragus euryceros* (Ogilby, 1837)

Untersuchungen über den Körperbau und das Gehirn

Von Henriette Oboussier

Aus dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 18. 8. 1977

Abstract

Notes on the mountain nyala, Tragelaphus buxtoni (Lydekker, 1910), and bongo, Taurotragus euryceros (Ogilby, 1837). A comparison of body and brain structure

Allocation of the two large bovine spp, *Tragelaphus buxtoni,* the mountain nyala, and *Taurotragus euryceros,* the bongo, to the subfamily, Tragelaphinae, is consistent with the results of an analysis of specimens.

The mountain nyala appears superficially similar to the greater kudu, hence its popular name, spotted kudu, within its range. The formation of the bulla tympanica, however, shows similarity to the common, or lowland, nyala, *Tragelaphus angasi.* The viscerocranium of the mountain nyala is relatively short and broad; that of the bongo in the region of the nose arched. The mountain nyala's skeletal proportions are characteristic of a mountain quadruped.

The bulla tympanica of the bongo appears more bloated. The limbs are comparatively short; the distal segments especially so. That the hind limbs are noticeably longer than the fore-limbs befits a habitat in the bush.

The pattern of sulci of the anterior brain of both spp, (mountain nyala and bongo) is distinctive of the subfamily, Tragelaphinae. The neocortex, again of both spp, has evolved characteristically of the Tragelaphinae. Interspecific nuances can be described only on hand more specimens; however, development does appear to have progressed further in the bongo than in the mountain nyala.

More specimens for study are necessary for a definitive description of subfamily and species, especially for recognition of individual characteristics and variation.

Einleitung

Die Tribus der Tragelaphini umfaßt eine so einheitliche Gruppe mittelgroßer bis großer Bovidenarten, daß manche Untersucher (Allen 1939; Ansell 1971; Oboussier 1967, 1972) sie zu einer eigenen Unterfamilie erheben. Die Tragelaphinen besiedeln heute die verschiedensten Lebensräume in der äthiopischen Region (v. Tyszka 1966; Oboussier und Ernst 1977) und haben sich dabei auch einigen extremen Biotopen angepaßt. Trotz des leider zahlenmäßig geringen Materials möchte ich die selteneren Großformen Bergnyala, *Tragelaphus buxtoni* (Lydekker, 1910), und Bongo, *Taurotragus euryceros* (Ogilby, 1837), einer Untersuchung in bezug auf den Körperbau und das Gehirn unterziehen und mit einigen Nahverwandten, in der Körpergröße in etwa übereinstimmenden Arten, vergleichen, um so gegebenenfalls Hinweise auf einen formativen Einfluß des Lebensraumes zu ermitteln.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 114—125

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material und Methode

Untersucht wurde folgendes Material: *Tragelaphus buxtoni* ♂ 360, erlegt am 12. 8. 1976 durch THOMAS MATTANOVICH in den Tchercher Bergen b. Cunni/Äthiopien und *Taurotragus euryceros* ♂ 345, erlegt am 2. 4. 1975 durch PHILIPPE PORENT bei Yambio/Sudan sowie ein adultes ♂ 7622 aus dem Zoologischen Garten Frankfurt/M., welches mir Herr Prof. Dr. Dr. D. STARCK zur Verfügung stellte.

Ferner wurden postcraniale Skeletdaten (Messungen von D. ERNST) aus der Untersuchung OBOUSSIER und ERNST verwendet, sowie einige Daten, die D. ERNST mir aus seiner Arbeit zur Verfügung stellte. So können hier die Durchschnittswerte der Skeletmessungen von *Tragelaphus strepsiceros* und *Taurotragus euryceros* soweit erforderlich zum Vergleich herangezogen werden. Leider war es bisher nicht möglich, in europäischen Museen weiteres Skeletmaterial von *Tragelaphus buxtoni* ausfindig zu machen.

Ergebnisse

Während der Bongo ein verhältnismäßig großes Verbreitungsgebiet von Kenya bis nach Sierra Leone besitzt und dort dichten Wald meist in der Ebene — nur in Kenya auch montane Regen- und Bambuswälder — bewohnt, ist das Vorkommen des Bergnyalas auf das Hochland von Äthiopien östlich des Riftvalleys beschränkt. Über den Lebensraum des Bongos liegen einige Untersuchungen vor (MALBRANT und MACLATHY 1949; DEKEYSER 1955; IONIDES 1946; HANCOCK, N. J. 1968) und die Art wird in Zoologischen Gärten sowie Safari-Parks gehalten, der Bergnyala hingegen, der erst 1911 von LYDEKKER wissenschaftlich beschrieben wurde, gehört mit zu den am wenigsten bekannten afrikanischen Großsäugern. Nur L. BROWN gibt 1965 genauere Daten über das Vorkommen an. Wir konnten in den Tchercher Bergen an den Steilhängen in ca. 2800—3100 m ü. M. einige Tiere beobachten, wenn sie über weniger bewachsene Felsrinnen in das nächste dichte Unterholz des steilen Bergwaldes überwechselten. Nach MATTANOVICH leben ca. 150 Tiere in dem Gebiet. Die bezüglich der Verhaltensbiologie vorliegenden Angaben von L. BROWN (1965, 1969), der die Tiere in Bale (jetzt Schutzgebiet des Bergnyalas) beobachtete, konnten wir bisher bestätigen. Die Männchen leben einzeln, die Weibchen und Jungtiere in kleinen Gruppen (2—5). Bei der Werbung (August ist die Zeit der meisten Paarungen) zeigt das Männchen den Laufschlag (vgl. WALTHER 1964; LEUTHOLD 1977, S. 144). Hiernach wäre der Bergnyala im Sozialverhalten dem Großen Kudu und dem Tieflandnyala ähnlich, die JARMAN (1974) in Klasse C einordnet, während LEUTHOLD (1977) sie in die Gruppe SO-Type 4 (S. 215) einfügt, da er bisher Territorialität bei diesen beiden Arten nicht feststellen konnte. Dies bestätigt auch die Beobachtungen von TELLO und VAN GELDER (1975) den Tieflandnyala betreffend (S. 379). Für den Bergnyala konnten bisher keinerlei Angaben gemacht werden. Da der Lebensraum in den Tchercher Bergen durch zunehmenden Ackerbau stark eingeengt wird, und die dichte bis zu den Bergkuppen reichende Vegetation eine Beobachtung fast ausschließt, wäre es sehr wünschenswert, solche Untersuchungen in den DinDin-Bergen oder in Bale durchzuführen, wo heute die größten Bestände anzutreffen sind und etwas bessere Sichtmöglichkeiten vorliegen. Wie mir Herr THOMAS MATTANOVICH mündlich mitteilte, konnte er auch dort bisher jedoch keine „Ortstreue“ der adulten Männchen feststellen. Während die Nahrung in den Tchercher-Bergen aus Blättern und Kräutern besteht, äst der Bergnyala in den DinDin-Bergen auch Grasspitzen, eine Beobachtung, die BROWN auch in Bale machen konnte.

Bei dem Bergnyala (A) handelt es sich um ein sehr altes Männchen (vgl. Schädelbeschreibung); der Bongo ♂ 345 (B) ist noch subadult (P_1 und P_2 im Durchbruch); der Bongo ♂ 7622 hingegen lebte ca. 7 Jahre in Gefangenschaft. Der Kudu ♂ 260 (C) wurde etwa 5jährig in SW-Afrika erlegt. Für die Maße der frisch erlegten

Tabelle 1

Maße und Gewichte der frisch erlegten Tiere
A = Bergnyala; B = Bongo; C = Kudu

Kopf/Rumpflänge cm	Schwanzlänge cm	Schulterhöhe cm
A: 236 B: 182 C: 217	A: 32 B: 55 C: 56	A: 145 B: 122 C: 158
Hinterfuß cm	**Ohrlänge cm**	**Brustumfang cm**
A: 59 B: 50 C: 64	A: 24,5 B: 24 C: 26	A: 158 B: 142 C: 141
Halsumfang (Mitte) cm	**Halsumfang hinter den Ohren cm**	
A: 100 B: 88	A: 73	
Körpergewicht kg		
A: 280 B: 200 C: 270		

Tiere vgl. Tab. 1. Einige Teilgewichte des Bergnyalas: Fell (ohne Hufe) 20 kg, Kopf (ohne Fell) 13,5 kg, Hinterextremität 26,5 kg, Vorderextremität ca. 18 kg, Hals 24,25 kg, Thorax ca. 40 kg, Lende und Becken und Schwanz 22 kg, Leber 6,25 kg, Herz 2 kg, Magen/Darm und Lunge ca. 40 kg. Das Fell des Bergnyalas ♂ weist bei grauer Tönung rechts insgesamt 11 Flecken und in der Region Lende/Kruppe 1 schwachen Streifen auf, dem noch 3 größere und ein kleinerer Fleck folgen. Auf der linken Seite ist außer diesem Streifen noch ein weiterer in der Mitte der Brustregion (etwa zwischen dem 4. und 5. Punkt) vorhanden. Auf der Kruppe finden sich noch drei kleinere und als letzter ein größerer Punkt. Die Rumpfzeichnung ist asymmetrisch wie bei den meisten Tragelaphinen. Die Bezeichnung „der gefleckte Kudu“ ist sehr zutreffend. Nasenwinkelfleck, Kehle und Halsfleck sind außer zwei Wangenflecken deutlich weiß abgesetzt. In der Inguinalregion liegt beidseitig eine größere Hauttaschenbildung mit öligem farblosen Sekret.

Vergleich der Schädel

Zu diesem Vergleich wird auch der Schädel eines etwa 5 Jahre alten Großen Kudu ♂ 260 aus Südwest-Afrika herangezogen, da er im Körpergewicht und Größe dem Bergnyala sehr ähnlich ist.

Auf eine Schilderung der allgemeinen Schädelgestaltung kann hier verzichtet werden, ich möchte nur auf einige Formunterschiede hinweisen, die mir für eine Charakterisierung der Arten wesentlich erscheinen. Der Bongo ♂ 345 als noch jugendliches Tier kann hierbei nicht berücksichtigt werden, da das Wachstum im Bereich des Gesichtsschädels mit Sicherheit noch nicht abgeschlossen ist (s. Meßdaten Tab. 2). Am augenfälligsten ist die Verkürzung des Gesichtsschädels (Vorderrand Orbita — Vorderrand Intermaxillare) in der Reihe Kudu — Bongo — Bergnyala. Die

Tabelle 2

Schädelmaße (in cm)

	Bergnyala ♂ 360	Bongo ♂ J 345	Bongo ♂ 7622	Kudu ♂ 260
Max. Schädellänge	37.0	36.0	40.7	39.0
Basilarlänge	34.5	33.2	39.0	37.3
Palatinum Länge	18.5	19.3	21.2	21.5
Palatinum Breite M_1-M_1	7.0	6.8	6.9	6.4
Nasale Länge	14.0	14.0	15.5	15.2
Jochbogen Breite	15.5	15.0	15.8	16.2
Mastoid Breite	13.3	13.5	15.3	15.0
Temporalenge Breite	9.7	9.2	10.0	10.5
Höhe Basion-Lambda-Naht	10.5	9.9	13.3	10.4
Alveolarreihe Länge	9.3 - 9.5	12.1	11.5	12.5

Bongo ♂ 345: 1. Prämolar im Wechsel, P_2 im Nachschieben, letzter Molar voll durchgebrochen, Alter ca. 1 1/2 Jahre?
Bongo ♂ 7622 ca. 7 Jahre, Kudu ♂ 260 ca. 5 Jahre. Bergnyala ♂ 360: im Maxillare sind die Wurzeln von P_1 und P_2 isoliert, da die Krone völlig abgenutzt ist. M_1-Alveolen geschlossen, M_2 Außenwurzel fast isoliert, M_3 Krone fast abgenutzt. Alter vermutlich weit über 15 Jahre

Distanz Vorderrand Orbita — Vorderrand Intermaxillare beträgt beim Kudu 21,3 cm, beim Bongo 7622 20,4 cm und beim Bergnyala 19,3 cm. In der Abbildung 1 sind die Profilansichten dieser drei Arten auf gleiche Größe gebracht und ineinander gezeichnet, um den Formunterschied zu verdeutlichen. Der Bongo zeigt eine deutliche „Aufblähung“ der Profillinie in der Nasenregion, während der Kudu einen außerordentlich flachen Gesichtsschädel besitzt. Der Bergnyala nimmt eine mittlere Stellung bezüglich der Ausprägung des Gesichtsschädels ein.

Vielleicht noch deutlicher kommt die Verkürzung in der Basisansicht zum Ausdruck. Hier wurden in Abb. 2 die drei Arten auf gleiche Basilarlänge gebracht. Der Kudu zeigt die schlankste Form, der Bergnyala die breiteste Schnauze bei gleichzeitiger Vorverlagerung des Choanenrandes. Auch die Reduktion der Länge der Zahnreihe ist auffallend (Abb. 3). Sie kann nicht nur altersbedingt sein, da die Alveolen von P_1 sowie M_3 erhalten sind, auch wenn der Abnutzungsgrad sehr hoch ist.

Im Hirnschädelabschnitt liegt die größte Differenz in der Ausprägung der Bulla tympanica. Während beim Bergnyala die Bulla nur sehr schwach gebläht ist und daher in der Ausbildung mit der des Tieflandnyalas *(Tragelaphus angasi* Gray, 1849) weitgehend übereinstimmt, ist sie beim Bongo stark blasenförmig aufgetrieben. Die Bulla tympanica weist beim Großen Kudu in Übereinstimmung mit der Formgebung beim Kleinen Kudu *(Tragelaphus imberbis* [Blyth, 1860]) einen mittleren Ausbildungsgrad auf. Vergleiche ich die Bullaausprägung der übrigen Tragelaphinae,

Abb. 1 (links). Profillinien der Schädel von *Taur. euryceros* ———, *Tr. strepsiceros* -·-·- und *Tr. buxtoni* .... auf gleiche Größe gebracht und ineinander gezeichnet (etwa $^{1}/_{4}$ nat. Größe). Zeichnung Monika Hänel). — *Abb. 2 (rechts).* Basisansicht der Schädel. Basilarlänge von *Taur. euryceros* ———, *Tr. strepsiceros* -·-·- und *Tr. buxtoni* ..... auf gleiche Länge gebracht und ineinander gezeichnet (etwa $^{1}/_{4}$ nat. Größe). (Zeichnung Monika Hänel)

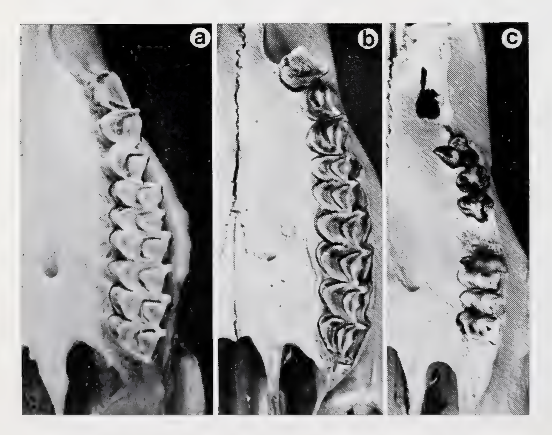


Abb. 3. Zahnreihe des linken O. maxillare. a = *Taur. euryceros;* b = *Tr. strepsiceros;* c = *Tr. buxtoni* ($^{1}/_{3}$ nat. Größe)

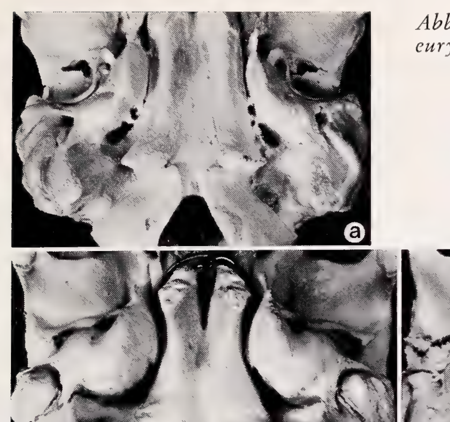


Abb. 4. Bulla tympanica. a = *Taur. euryceros;* b = *Tr. strepsiceros;* c = *Tr. buxtoni* (1/3 nat. Größe)

so ergibt sich eine deutliche Abstufung bei den Arten, die in anderem Zusammenhang genauer untersucht werden soll. Die Formgebung der Bulla tympanica des Bergnyalas und des Bongos bildet jedoch die beiden Extreme (vgl. Abb. 4). Ob eine Beeinflussung der Funktion durch die Form hier nachzuweisen ist, ist fraglich. Ionides (1946, S. 139) weist auf das ausgezeichnete Hörvermögen des Bongos hin, ebenso Hancock, W. G. (1968, S. 142). Nach Aussagen von Herrn Thomas Mattanovich reagiert der Bergnyala sehr viel sensibler auf olfaktorische, als auf akustische Reize, die nur bei stärkerer Störung Reaktionen auslösen.

Vergleich des postcranialen Skelets

Vergleiche ich die Werte für die Wirbelsäulenabschnitte, so ist der Bongo absolut der Kleinste und besitzt auch relativ die kürzeste Halswirbelsäule mit nur 28,2 % im Vergleich zum Bergnyala (32 %) und zum Kudu (33 %). Die Lendenregion ist beim Bergnyala ebenso wie beim Bongo mit 21,5 % bzw. 21,6 % sehr kräftig im Vergleich zum Kudu mit 19,9 %. In der Ausbildung des Sacrums führt der Bongo mit 9,2 %

Tabelle 3

Maße des Achsenskelets (in cm)

	Trag. buxtoni ♂ 360	5 Trag. streps. ♂ Du	4 Taur. euryc. ♂ Du
Wirbelsäule	160.4	156.00	143.05
Hals (6 Wirbel)	51.5	51.56	40.30
Brustregion	60.8	60.50	58.65
Lendenregion	34.5	31.18	30.95
Kreuzbein (3 Wirbel)	13.6	12.76	13.15
Schwanz	46.4	62.30	64.02
Wirbelanzahl des Schwanzes	15	18	19

Maße im Durchschnitt angegeben, Einzeldaten vgl. OBOUSSIER und ERNST 1977, S. 211

Tabelle 4

Maße der Extremitäten (in cm)

	Trag. buxtoni ♂ 360	5 Trag. streps. ♂ Du	4 Taur. euryc. ♂ Du
VE	95.3	102.40	77.02
Humerus	32.5	30.34	27.50
Radius	30.0	32.72	24.27
Metacarpus	26.6	32.04	19.40
I. Phalange	6.2	7.30	5.85
II. Phalange	4.4	-	3.85
HE	114.8	118.80	97.05
Femur	40.0	37.45	35.77
Tibia	41.6	41.54	33.90
Metatarsus	26.6	32.36	21.20
I. Phalange	6.6	7.50	6.17
II. Phalange	4.6	-	4.0

Einzelmaße vgl. OBOUSSIER u. ERNST 1977, S. 213. VE = Vorderextremität, Summe der Einzelabschnitte ohne 2. Phalange (nicht Funktionslänge); HE = Hinterextremität, Summe der Einzelabschnitte ohne 2. Phalange

(Bergnyala 8,5 %, Kudu 8,2 %) die Reihung an. Man kann aus diesen wenigen Daten entnehmen, daß der Bongo einen verhältnismäßig gedrungenen Hals und eine stark entwickelte Brustregion (40,9 %) hat, und auch das Becken sehr kräftig ist. Der Bergnyala entspricht in den absoluten Werten für Hals und Brust weitgehend dem Kudu, besitzt jedoch eine kräftigere Lenden- und Kreuzbeinregion. Inwieweit dies als Anpassung an die Lebensweise an Berghängen aufzufassen ist oder als Hinweis auf ein Weiterwachstum bis zum hohen Alter (vgl. Oboussier 1963), ist erst anhand größeren Zahlenmaterials zu prüfen.

Schon beim Vergleich der absoluten Werte für die Extremitätenlängen dieser drei einander im Körpergewicht entsprechenden Arten fällt sofort die Kürze der Bongoextremitäten ins Auge. Bezogen auf die Rumpfwirbelsäulenlänge erreicht hier die Vorderextremitätenlänge 74 %, die Hinterextremität 94 %, während die Werte für den Bergnyala bei 87 % (VE) bzw. 105 % (HE) und für den Kudu bei 98 % (VE) bzw. 113 % (HE) liegen. Die Differenz von Vorderextremität: Hinterextremität ist beim Bongo mit 20 % am deutlichsten ausgeprägt und kennzeichnet ihn als „Buschschlüpfertyp". Beim Bergnyala beträgt die Differenz 18 %, beim Kudu hingegen nur 15 %. Die Unterschiede im Körperbau treten hier am deutlichsten hervor. Der Bergnyala ist zwar als Bergform gedrungener als der Kudu, erreicht jedoch nicht den tonnig wirkenden Bau des Bongos. Die Daten für die Extremitätenabschnitte zeigen beim Bongo die Verkürzung der distalen Abschnitte deutlich, sowohl Humerus als auch Femur sind jeweils am stärksten ausgebildet. Beim Kudu hingegen sind Radius und Tibia die längsten Abschnitte. Beim Bergnyala zeichnet sich die kräftigere Hebelausbildung der Hinterextremität ab; während in der Vorderextremität der Humerus überwiegt, ist es in der Hinterextremität die Tibia, die den ebenfalls kräftig entwickelten Femur in der Länge noch übertrifft. Im Vergleich zum Kudu fällt dagegen die Kürze von Metacarpus und Metatarsus auf. Diese Extremitätenproportionen können als Anpassung an die Lebensweise im Gebirge aufgefaßt werden, doch wäre zur Absicherung weiteres Zahlenmaterial erforderlich.

Das Gehirn

Das Hirngewicht des Bergnyalas (frisch 330 g) ist im Vergleich zu dem des Bongos (♂ 345 : 378 g und ♂ 7622 : 412 g) gering und könnte auf eine mögliche Altersreduktion hinweisen, wie ich sie auch beim Kaffernbüffel (OBOUSSIER 1963 a) fand. Hierfür sprechen auch folgende Faktoren: Volle Verknöcherung der Falx und des Tentoriums sowie reicher Liquorgehalt, der während der Präparation bei der Öffnung des Hirnschädels abfloß. Als weiteres Altersmerkmal ist die Tatsache zu werten, daß die Gyri des Großhirns stärker abgerundet und die Furchen weiter als bei den beiden Bongogehirnen sind. Die Variationsbreite des Hirngewichtes ist jedoch manchmal sehr groß. Bei 4 *Tragelaphus strepsiceros* ♂ aus Südwest-Afrika ergaben sich die Gewichte: 331 g, 340 g, 344 g, 429 (!) g. Die beiden letztgenannten Tiere waren etwa gleich alt und hatten fast das gleiche Körpergewicht (vgl. OBOUSSIER 1972). Das Großhirn ist bei beiden Arten wie auch bei anderen Tragelaphinen im Frontalbereich verhältnismäßig niedrig. Dies deutet nach RADINSKY (1976) auf eine relativ niedrige Evolutionsstufe hin, wie ich sie auch in früheren quantitativen Untersuchungen bezüglich der Neocortexentfaltung der Boviden für diese Gruppe feststellen konnte (OBOUSSIER 1971, 1972).

Da die Großhirnfurchenmuster des Bergnyalas und des Bongos bisher noch nicht untersucht wurden, seien sie hier dargestellt und mit denjenigen der anderen Tragelaphinen (OBOUSSIER 1972) verglichen.

Das Großhirnfurchenmuster beider Arten läßt sich mit dem Typus II (OBOUSSIER 1967, 1971, 1972), der für die Tragelaphinen aufgezeichnet wurde, in Einklang bringen. Das Hirn des Bongos weist in Übereinstimmung mit der Größe auch die stärkste Ausprägung an Nebenfurchen auf (Abb. 5). Der Sulcus ansatus greift auf die Innenseite der Hemisphäre über. Der Sulcus endomarginalis ist gut ausgeprägt.[1] Der Sulcus marginalis ist durch eine Brückenbildung caudal des Sulcus ansatus unterbrochen. Der Sulcus coronalis geht caudad in den Sulcus suprasylvius über. Der Sulcus ectomarginalis ist in Teilfurchen aufgelöst. In der Profilansicht fällt eine stärkere Ausbildung der Fissura Sylvii (besonders beim Bongo ♂ 7622 linksseitig) auf. Der Sulcus ectosylvius zerfällt wenig caudal der Fissura Sylvii in einen vorderen und einen hin-

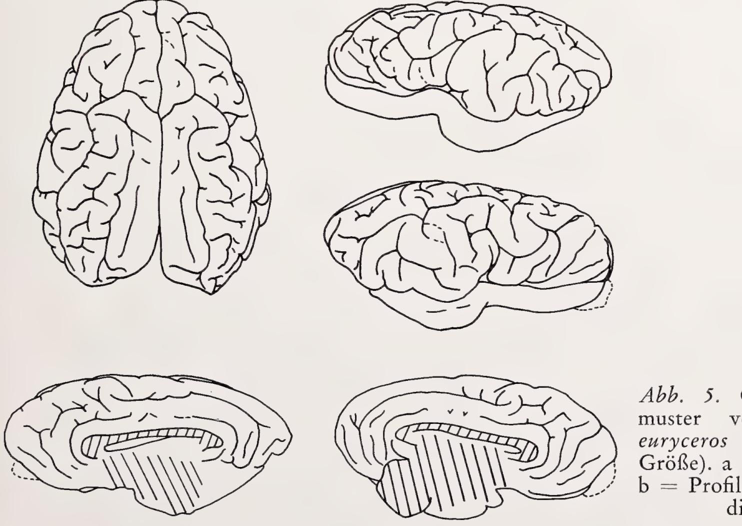


Abb. 5. Großhirnfurchenmuster von *Taurotragus euryceros* ♂ 7622 (1/3 nat. Größe). a = Dorsalansicht; b = Profilansicht; c = Medianfläche

[1] Nomenklatur nach BRAUER und SCHOBER (S. marginalis = S. lateralis).

teren Abschnitt. Verbindungen durch Nebenfurchen mit dem S. suprasylvius sind mehrfach vorhanden. Ein S. praesylvius ist gut ausgeprägt. Auf der Medianfläche ist der S. splenialis stark ausgebildet, er tritt jedoch nicht in Kontakt mit dem S. ansatus. Der S. ectosplenialis reicht, wenn auch durch Brückenbildung unterbrochen, bis weit in die Region des S. genualis. Besonders im nasalen Abschnitt treten zahlreiche Nebenfurchen auf, die z. T. die dorsale Fläche gerade erreichen. Ein direkter Übergang zum S. coronalis erfolgt jedoch nicht.

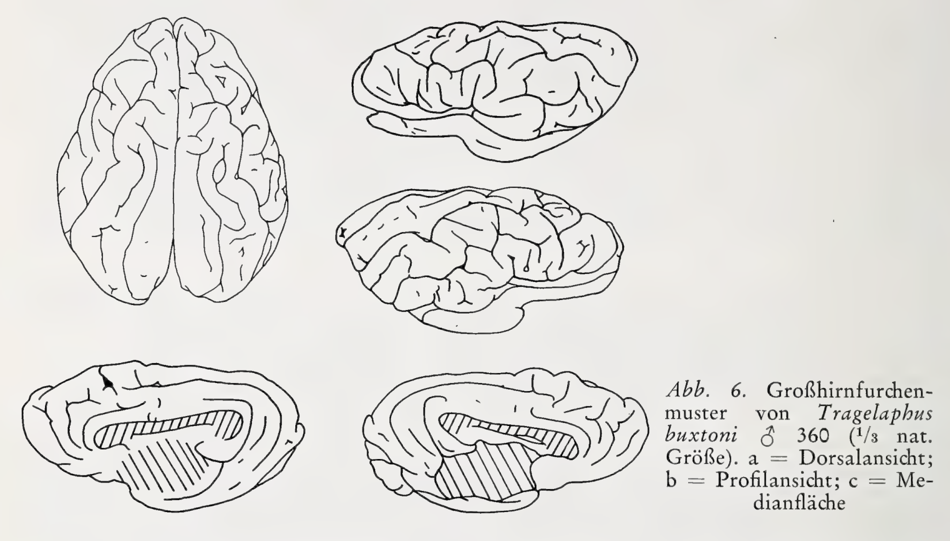


Abb. 6. Großhirnfurchenmuster von *Tragelaphus buxtoni* ♂ 360 (1/3 nat. Größe). a = Dorsalansicht; b = Profilansicht; c = Medianfläche

Vergleiche ich damit das Großhirn des Bergnyalas (Abb. 6), so ist dessen Furchenbild ärmer. Während der S. marginalis gut ausgeprägt ist, fehlt der S. endomarginalis links und ist rechts nur als kurzer Abschnitt caudad vorhanden. Der S. ectomarginalis ist durch Brückenbildung in Teilstücke zerfallen, rechts befindet sich in seinem nasalen Bereich eine Bandwurmcyste (ca. 4 mm ⌀). Der S. coronalis geht deutlich in den S. suprasylvius über, der S. ansatus erreicht nicht den Hemisphärenrand. In der Profilansicht erscheint der S. praesylvius sehr deutlich; die Fissura Sylvii, schwach ausgeprägt, wirkt wie eine Nebenfurche. Der S. ectosylvius ist rechts nasal unterbrochen, während links die Ausbildung dem Verlauf beim Bongo ähnelt. Der S. suprasylvius zeigt zahlreiche Nebenfurchen, doch erfolgt nur auf der rechten Hemisphäre ein direkter Kontakt mit dem S. ectosylvius. Auf der Medianfläche sind keine stärkeren Unterschiede im Vergleich zum Bongo zu bemerken. Der S. splenialis und der S. ectosplenialis sind deutlich ausgebildet, auch der S. genualis ist nachweisbar. Der S. ansatus, der von der Außenfläche her betrachtet den Hemisphärenrand nicht erreicht, ist in Teilstücken auf der Medianfläche festzustellen. Die Nebenfurchen sind schwächer entwickelt als beim Bongo.

Der Grundtypus der Großhirnfurchenbildung beider Arten ist ähnlich, aber bei dem geringen Material ist eine genauere Gattungsbeschreibung nicht möglich. Beim Vergleich der Gattungsschemata (Oboussier 1967, 1972) möchte man den Bongo in der Dorsalansicht mehr dem *Taurotragus*typus nähern, den Bergnyala dem *Strepsicerostypus*. (Das Hirn des Tieflandnyalas, *Tragelaphus angasi*, ist wesentlich kleiner und daher nicht direkt vergleichbar.) In der Lateralansicht liegen in der Sylviaregion jedoch abweichende Ausprägungen vor. Nur größeres Material könnte hier weiteren Aufschluß geben und mögliche individuelle Variationen von der art- bzw. gattungstypischen Ausbildung sicher abgrenzen.

Die Neocortexgröße

Die Neocortexgröße, die durch mögliche Unterschiede in der Furchenausbildung mitbeeinflußt wird (vgl. Tab. 5) ist bei dem Bergnyala mit 28 325 mm² (rechte Hemisphäre) und 28 922 mm² (linke Hemisphäre) insgesamt 57 247 mm² groß und entspricht damit etwa der Größenentfaltung der beiden bezüglich des Hirngewichtes ähnlichen Kudus (♂ 260 : Hirngewicht 331 g und ♂ 151 : Hirngewicht 340 g [vgl. OBOUSSIER 1972]), die eine Gesamtneocortexoberfläche von 61 743 mm² bzw. 56 740 mm² aufweisen.

Tabelle 5

Neocortexgröße

Art			KG kg	HG g	Neocortex gesamt mm²		Neocortex Oberfläche mm²		Neocortex in Furchen mm²	
					r	l	r	l	r	l
Trag. buxt.	♂	360	280	330	28 325	28 922	12 769	12 412	15 556	16 510
Taur. euryc.	♂	345	ca. 210	379	29 718	30 286	13 728	13 570	15 990	16 716
Taur. euryc.	♂	7622	-	412	34 898	37 139	14 868	15 330	20 030	21 809
Trag. str.	♂	151	-	340	27 080	29 660	13 239	11 745	13 841	17 915
Trag. str.	♂	260	270	331	31 032	30 711	12 963	12 637	18 069	18 074
Trag. str.	♂	261	290	429	37 383	36 002	15 342	14 573	22 041	21 429

Methode der Berechnung vgl. U. RONNEFELD, S. 170 - 171. Das Gehirn von Taur. euryc. ♂ 7622 wurde in Alkohol aufbewahrt. Die dadurch bedingte Schrumpfung wurde durch Berechnung auf Grund einer Modellvorstellung (beide Hemisphären entsprechen etwa 2/3 eines Kugelabschnittes [Kappe]) und einer Radiusveränderung ausgeglichen.[1] (Neocortexoberfläche des Gehirns in Alkohol 61 049 mm², Zuschlag 18 %.)

[1]Für die Berechnung danke ich Herrn Dipl.-Biol. Dr. H. LIEBSCH.

Durchschnittlich sind bei dem Bergnyala 56 % der Neocortexoberfläche in Furchen versenkt, beim Kudu ♂ 260 sind es 58,6 %, bei ♂ 151 : 55,8 %.

Der Bongo ♂ 345, der trotz der geringen Körpergröße (jugendliches Tier!) ein Hirngewicht von 379 g aufweist, hat eine Neocortexoberfläche von insgesamt 60 004 mm², wovon durchschnittlich 54,5 % in Furchen liegen. Bei dem vollerwachsenen Bongo ♂ 7622 beträgt das Hirngewicht 412 g, die Oberfläche des Neocortex wurde auf 72 037 mm² berechnet. Der Anteil der in Furchen versenkten Oberfläche beträgt durchschnittlich 58 % und erscheint im Vergleich zum jüngeren Tier gesteigert. Der Wert entspricht dem des Kudu ♂ 260 und liegt nur geringfügig unter dem des Kudu ♂ 261, der mit 429 g ein erheblich höheres Hirngewicht als der Kudu ♂ 260 aufweist und damit dem Hirngewicht des Bongo ♂ 7622 fast entspricht. Das geringe Material gestattet bei der möglichen erheblichen individuellen Variation bisher keine Aussage. Auf Grund der vorliegenden Daten kann man nur feststellen, daß die Evolutionshöhe der beiden hier neu analysierten Arten der der Tragelaphinen entspricht (OBOUSSIER 1972, S. 286). Ob der Bongo dem Bergnyala in dieser Hinsicht ein wenig überlegen ist, wäre nur durch weiteres Material von Tieren vergleichbarer Körpergröße und vergleichbaren Alters zu klären.

Die Hypophyse

Die Hypophyse des Bergnyalas weicht bezüglich der Form nicht von der anderer etwa gleichgroßer Tragelaphinen ab. Eine quantitative Berechnung der Anteile der Hypophysenlappen erwies sich als nicht durchführbar, da die gesamte Pars neuralis

von Elementen des Mittellappens infiltriert ist. Während bei anderen Bovidenhypophysen, ebenso wie bei einigen Carnivorenhypophysen (Oboussier 1940), nur an wenigen Stellen die Basalmembran, die den Mittellappen gegen den Hinterlappen abgrenzt, von einzelnen basophilen Zellelementen durchwandert wird (vgl. Romeis, S. 371 ff), ist hier eine Grenzmembran nur noch an wenigen Stellen kenntlich. Herr Priv.-Doz. Dr. W. Saeger (Pathologisches Institut, Universitätskrankenhaus Eppendorf) war so freundlich, den Befund wie folgt zu schildern:

„Histologisch sieht man einerseits Hypophysenvorderlappengewebe mit erhaltener alveolärer Grundstruktur. Eine Abschätzung der Zellrelationen ergibt ein sehr deutliches Überwiegen der acidophilen Zellen, welche nahezu ausschließlich mittelgradig oder etwas dichter granuliert sind. Die mucoiden Zellen sind in den untersuchten Arealen deutlich in der Minderzahl. Bei einer Differenzierung der Zelltypen zeigt sich, daß es sich größtenteils um ACTH-bildende Zellen handelt. Es finden sich aber auch einzelne andersartige Zelltypen vom Typ der TSH- und gonadotropen Zellen. In der sogenannten Intermediärzone sieht man nahezu ausschließlich mucoide Zellen vom Typ der ACTH-Zellen. Diese sind hier z. T. so dicht angeordnet, daß die Differentialdiagnose zu einem adenomatösen Wachstum schwerfällt. Die Zellen sind zum weitaus größten Teil schwach granuliert. In Form unterschiedlich großer und breiter Stränge greifen diese Zellen nun auf die Neurohypophyse über, wobei sie die Nervenfasergeflechte teilweise verdrängt haben. Nahe dem Abgang des Hypophysenstieles sieht man darüber hinaus innerhalb dieser Zellnester regressive Veränderungen in Form von Verflüssigungserscheinungen mit kolloidaler Transformation. Die von diesen Zellhaufen freie Neurohypophyse zeigt eine deutliche Anreicherung des Neurosekrets und auch hier regressive Veränderungen in Form kugeliger Calcifikationen."

Da über die physiologische Bedeutung der Veränderungen keine Angaben gemacht werden können, und das Tier selbst trotz hohen Alters in guter Kondition war, möchte ich den Befund hier nur mitteilen. Die Hypophyse des jugendlichen Bongos ♂ 345 zeigte „normale" Bovidenstruktur, dürfte jedoch bezüglich der Größe der Anteile noch nicht ausgereift sein; von einer Rekonstruktion wurde daher abgesehen.

Zusammenfassung

Die vorliegenden Untersuchungen konnten die Geschlossenheit der Unterfamilie der Tragelaphinae (Bovidae) bestätigen. Die beiden Großformen Bergnyala und Bongo ordnen sich gut ein.

Wenn auch der flüchtige Eindruck den Bergnyala als „gefleckter Kudu" dem Kudu näher stellt, so zeigt die Ausbildung der Region der Bulla tympanica eine größere Übereinstimmung mit dem Tieflandnyala an. Der Gesichtsschädel ist beim Bergnyala verkürzt und breit, beim Bongo in der Nasenregion höher aufgewölbt. Die Skeletproportionen kennzeichnen den Bergnyala als Bergform.

Die Bulla tympanica des Bongos ist stark gebläht. Die Extremitäten sind auffallend kurz, besonders in den distalen Abschnitten. Das stärkere Überwiegen der Länge der Hinterextremitäten charakterisiert ihn als massigen „Buschschlüpfer".

Die Großhirnfurchenmuster beider Arten lassen sich dem Typus der Tragelaphinae zuordnen. Für eine Kennzeichnung der Untergattung bzw. Art müßte größeres Material zur Verfügung stehen, um individuelle Variationen zu erkennen.

Der Neocortex erreicht für beide Formen einen den Tragelaphinen entsprechenden Entwicklungsgrad, eine interspezifische Abstufung könnte nur an größerem Material begründet werden, doch deutet sich eine stärkere Entfaltung beim Bongo im Vergleich zum Bergnyala an.

Literatur

Allen, G. M. (1939): A checklist of african mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard (U.S.A.) **83**, Cambridge, Mass.

Ansell, W. F. H. (1971): Artidactyla. In: The Mammals of Africa. An dentification manual. Part 15. Ed. by G. M. Meester, H. W. Setzer. Washington: Smithsonian Institution.

BRAUER, K.; SCHOBER, W. (1976): Katalog der Säugetierhirne. Jena: VEB Gustav Fischer.
BROWN, L. H. (1965): Ethiopian Episode. pp. 99—148. London: Country Life Ltd.
BROWN, L. H. (1969): Observations on the status, habitat and behavior of the mountain Nyala, *Tragelaphus buxtoni,* in Ethiopia. Mammalia **33**, 545—597.
DEKEYSER, P. L. (1955): Les Mammiféres de l'afrique noire francaise S. F. A. N. Dakar.
ESTES, R. D. (1974): Social organisation of the African Bovidae: Calgary Symp. 196—205 (1974), GEIST, V.; WALTHER, F. R. (eds.): The Behavior of Ungulates and its relation to management. Morges IUCN Publ. New Series N 24.
HANCOCK, W. G. (1968): Oxford Bongo Expedition 1968. Bull. Oxf. Univ. Explor. Club **17**, 138—150.
HOFMANN, R. R. (1976): Zur adaptiven Differenzierung der Wiederkäueruntersuchungen auf der Basis der vergleichenden funktionellen Anatomie des Verdauungstraktes. Prakt. Tierarzt Nr. **4**, 351—357.
IONIDES, C. G. P. (1946): A few notes on the Bongo, *Boocercus euryceros* based on a hunting expedition in the Mauforest. East Afr. Nat. Hist. Soc. **19**, 138—139.
JARMAN, P. G. (1974): The social organisation of antelope in relation to their ecology. Behaviour **48**, 215—267.
LEUTHOLD, W. (1974): Observations on home range and social organization of lesser Kudu, *Tragelaphus imberbis* (Blyth, 1869). Calgary Symp. 206—234 (1974), GEIST, V.; WALTHER, F. R. (eds.): The Behavior of Ungulates and its relation to management. Morges IUCN Publ. New Series N 24.
LEUTHOLD, W. (1977): African Ungulates. A comperative review of their ethology and behavioral ecology. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
LYDEKKER, R. (1911): On the Mountain Nyala, *Tragelaphus buxtoni.* Proc. Zool. Soc. 348—351.
MALBRANDT, R.; MACLATHY, A. (1949): Faune de l'Equateur africain francais. Paris: Le Chevalier.
OBOUSSIER, H. (1940): Über den Einfluß der Domestikation auf die Hypophyse. Zool. Anz. **132**, 197—222.
— (1963a): Hirn und Hypophyse des Kaffernbüffels *Syncerus caffer* (Sparrman 1779). Ergebnisse einer Forschungsreise nach Süd-Angola. Acta anat. **54**, 205—219.
— (1963b): Die Pferdeantilope *(Hippotragus equinus cottoni* Dollman u. Burlace, 1928). Ergebnisse der Forschungsreisen nach Süd-Angola. Z. Morph. Ökol. Tiere **52**, 688—713.
— (1967): Das Großhirnfurchenbild als Hinweis auf die Verwandtschaftsbeziehungen der heutigen afrikanischen Bovidae. Ergebnisse der Forschungsreisen nach Angola und Ostafrika. Acta anat. **68**, 577—596.
— (1971): Quantitative und morphologische Studien am Hirn der Bovidae, ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie. Morph. Jb. **114**, 393—435.
— (1972): Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Bovidae, ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. III. Formen über 75 kg Körpergewicht. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **68**, 271—292.
OBOUSSIER, H.; ERNST, D. (1977): Der formative Einfluß des Lebensraumes auf das postcraniale Skelett der Tragelaphinen (Tribus Tragelaphini Sokolov, 1953 — Bovidae Mammalia). Zool. Jb. Syst. Bd. **104**, 203—238.
RADINSKY, L. (1976): New evidence on Ungulate brain evolution (intr. by J. HOPSON). Univ. Chicago III. Chicago. Referat Amer. Zool. **16**, 207.
ROMEIS, B. (1940): Hypophyse. In: Hdb. der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Hrsg. W. v. MÖLLENDORF. Berlin: Springer. Vol. 6 (3).
RONNEFELD, U. (1970): Morphologische und quantitative Neocortexuntersuchungen bei Boviden; ein Beitrag zur Phylogenie dieser Familie. I. Formen mittlerer Körpergröße (25—75 kg). Morph. Jb. **115**, 163—230.
TELLO, G. L. P. LOBÃO; GELDER, R. G. VAN (1975): The natural history of nyala *Tragelaphus angasi* (Mammalia, Bovidae) in Mozambique. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **155**, 319—386.
TYSZKA, H. v. (1966): Das Großhirnfurchenbild als Merkmal der Evolution, Untersuchungen an Boviden I (Subf. Bovinae u. Hippotraginae, nach SIMPSON 1945). Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **63**, 121—158.
WALTHER, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus,* de Blainville (1816) in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. Z. Tierpsychol. **21**, 393—467.

Anschrift der Verfasserin: Prof. Dr. HENRIETTE OBOUSSIER, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Über Reste des Parasphenoids beim Schuppentier, Hund und Schimpansen

Von G. Ph. Schmidt, U. Müller und O. Hellerer

Aus dem Anatomischen Institut der Universität München
Vorstand: Prof. Dr. H. Frick

Eingang des Ms. 20. 10. 1977

Das Vorkommen eines Parasphenoidrestes am Schädel der Säugetiere ist mehrfach diskutiert worden. Aus dem medianen Teil des Parasphenoids niederer Vertebraten hat Sutton (1884) den Vomer der Säuger abzuleiten versucht. Demgegenüber hat Fuchs (1908) die Auffassung vertreten, daß diese Hypothese widerlegt sei, wenn an der Schädelbasis der Säuger hinter dem Vomer ein echter unpaarer Deckknochen gefunden würde. Dieser müßte dann unzweifelhaft als Rudiment des medianen Anteils des Parasphenoids der Fische und Reptilien gelten. Ein solcher Rest ist wiederholt beschrieben worden. Die letzte Zusammenstellung und eine eingehende Diskussion über das Parasphenoid der Säuger finden sich bei Reinbach (1951).

Wenn auch Reste dieses Deckknochens bislang in den verschiedensten Ordnungen der Säuger nachgewiesen wurden, so ist doch die Kenntnis über sein Vorkommen noch lückenhaft und bedarf der Ergänzung. Wenngleich der absolut sichere Nachweis eines Parasphenoids am Schädel adulter Säugetiere nur dann geführt werden kann, wenn bei der betreffenden Art dieser Deckknochen embryonal einwandfrei nachzuweisen ist, so verdient es, unpaare Strukturen an der Schädelbasis zu vermerken und als Parasphenoidrest zur Diskussion zu stellen, allein schon deshalb, um so die embryologische Forschung nach Resten dieses Knochens anzuregen.

Deshalb haben wir die Säugerschädel der Sammlung der Anatomischen Anstalt München (121 Spezies aus 13 Ordnungen und 109 Individuen der Spezies Homo) daraufhin durchgesehen. An drei Spezies konnten wir in der Medianen Strukturen an der Schädelbasis finden, von denen wir vermuten, daß sie Reste des Parasphenoids seien: *Manis javanica* (1), *Canis familiaris* (2) und *Pan troglodytes* (3).

Schädel (1) – *Manis javanica:* Das Alter ist nicht exakt bestimmbar. Da die Nähte jedoch noch großenteils offen sind, dürfte es sich um ein subadultes Tier handeln. Die Schädelbasislänge beträgt 54 mm, die größte Breite des Schädels 36 mm. Basal unter dem Basisphenoid, rostral der offenen Sutura sphenooccipitalis findet sich ein feiner, mediangelegener, 1 mm hoher, kegelförmiger Knochendorn. Dieser Dorn, in dem wir den Rest eines Parasphenoids vermuten, sitzt an seiner Basis nahtlos dem Basisphenoid auf.

Schädel (2) – *Canis familiaris:* Es handelt sich um den Schädel eines großen spitzschnauzigen Hundes. Der Abstand Nasion–Basion ist 92 mm. Der Zahnwechsel ist abgeschlossen. Die Nähte jedoch sind teilweise noch sichtbar. Diese Tatsache läßt ein subadultes Alter für das Tier annehmen. Die unseres Erachtens als Parasphenoid-

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 126—128

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

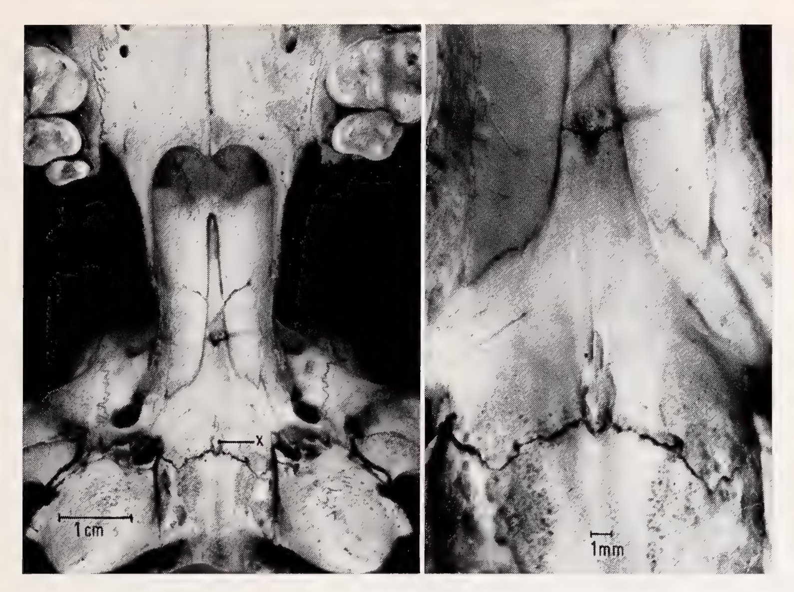


Abb. 1 (links). Canis familiaris. Ansicht der Schädelbasis von unten. x = Parasphenoidrest. — *Abb. 2 (rechts).* Detailansicht aus Abb. 1. Rostral der Sutura sphenooccipitalis = Parasphenoidrest

rest zu interpretierende Struktur ist ein 3 mm langes lanzettförmiges medianes Knochenplättchen. Seine Spitze weist nach occipital und endet in der Sutura sphenooccipitalis.

Schädel (3) — *Pan troglodytes:* Es handelt sich um ein juveniles Tier. Die bleibenden Eckzähne befinden sich gerade im Durchbruch. Die Kronen der letzten oberen und unteren Molaren sind vollständig vom Knochen des Alveolarfortsatzes umschlossen. Die Suturen des Schädeldaches sind synostosiert, die der Basis noch gut erkennbar. Die Schädelbasislänge beträgt 95 mm, die größte Breite des Schädels 105 mm.

Im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Schädeln befindet sich hier das Gebilde, das wir als Parasphenoidrest interpretieren am rostralen Ende des Basisphenoid.. Es hat spindelförmige Gestalt und ist etwa 10 mm lang. Seine vordere Spitze ragt zwischen die Alae vomeris hinein, seine hintere ist durch eine V-förmige Sutur vom Basisphenoid getrennt.

Die Lage des Parasphenoids der Säuger ist dadurch gekennzeichnet, daß es in der Medianen unter der Schädelbasis lagert und meist in enger Beziehung zum Basisphenoid steht. Während es sich bei *Pan* im rostralen Bereich findet, legt es sich bei *Manis* und *Canis* dem occipitalen Teil des Basisphenoids an. Der Parasphenoidrest kann getrennt vom Basisphenoid bleiben oder sich mit ihm vereinigen. Bei den Schädeln von *Canis* und *Pan* ist das Parasphenoid mit dem Basisphenoid verwachsen, es zeigt jedoch noch deutliche Nähte. Am Cranium von *Manis javanica* ist das Parasphenoid nahtlos mit dem Basisphenoid verschmolzen.

Das Parasphenoid der Säuger ist ein recht kleiner Knochen. Seine Gestalt ist unterschiedlich. Meist wird es als stäbchenförmiges Gebilde beschrieben (Reinbach 1967). An den von uns untersuchten Schädeln glauben wir den Parasphenoid in einem kegelförmigen — *(Manis),* als spindelförmiges Gebilde *(Pan)* oder als lanzettförmiges Plättchen erkennen zu können.

Nur bei einem relativ geringen Anteil der Individuen einer Spezies ist der Nachweis eines Parasphenoidrestes möglich. Unter 230 adulten Säugerschädeln haben wir

in drei Fällen mediane Strukturen an der Schädelbasis gefunden, von denen wir vermuten, daß es Parasphenoidreste sind. Genaue Angaben über seine Häufigkeit sind jedoch bislang nicht möglich. In der Ontogenese tritt das Parasphenoid im allgemeinen recht spät auf (STARCK 1956). Es ist oft nur bei Embryonen oder juvenilen Tieren auffindbar. An Cranien erwachsener Säuger ist der Knochen bisher nur bei *Cynocephalus* (PARKER 1885) und *Didelphis* (FUCHS 1910) nachgewiesen worden. Bei *Camelus* (STARCK 1956) wurden wie bei den von uns hier mitgeteilten Befunden bisher nur am adulten Schädel Strukturen gefunden, die der Autor als Parasphenoidrest interpretiert. Die von uns mitgeteilten Spezies mit einem Parasphenoidrest scheinen juvenil oder subadult zu sein. Embryonen oder Neugeborene derselben Spezies sind untersucht worden: *Manis javanica* (STARCK 1941; JOLLIE 1968), *Canis* f. (SCHLIEMANN 1966) und *Pan* (STARCK 1960), jedoch wurden keine Parasphenoidreste gefunden. Unter den Carnivoren hat KUHN (1971) bei einem Embryo von *Nandinia binotata* ein Parasphenoid nachgewiesen.

Literatur

JOLLIE, M. (1968): The head skeleton of a new-born *Manis javanica* with comments on the ontogeny and phylogeny of the mammal head skeleton. Acta zool. **49**, 227—305.

KUHN, H.-J. (1971): Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus.* Abh. senckenb.naturforsch.Ges. **528**, 1—224.

PARKER, W. K. (1885): On the structure and development of the skull in the mammalia. II. Edentata, III. Insectivora. Phil. Transact. R. Soc. London **176**, 1—275.

REINBACH, W. (1951): Über den Rest des Parasphenoids bei einem rezenten Säugetier. Z. Morph. Anthrop. **43**, 195—205.

— (1967): Über einen Rest des Parasphenoids beim Menschen. Z. Anat. **126**, 49—54.

SCHLIEMANN, H. (1966): Zur Morphologie und Entwicklung des Craniums von *Canis lupus* f. familiaris L. Morph. Jb. **109**, 501—603.

STARCK, D. (1941): Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* Desm. Morph. Jb. **86**, 1—122.

— (1956): Ein Parasphenoidrest bei *Camelus bactrianus* L. Anat. Anz. **103**, 81—84.

— (1960): Das Cranium eines Schimpansenfoetus (*Pan troglodytes,* Blumenbach, 1799) von 71 mm Scheitel-Steiß-Länge, nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfoeten. Morph. Jb. **100**, 559—647.

SUTTON, J. B. (1884): Observations on the Parasphenoid, the Vomer, and the Palato-pterygoid Arcade. Proc. zool. Soc. London, 577.

Anschrift der Verfasser: Priv.-Doz. Dr. GEORG PHILIPP SCHMIDT, Kieferorthopädische Abt., Zahnklinik der TU, Aßmannshauser Str. 4—6, D-1000 Berlin 33; Dr. UDO MÜLLER, Anatomisches Institut der Universität München, Pettenkofer Str. 11, D-8000 München 2; Dr. OSKAR HELLERER, Chirurgische Poliklinik der Universität München, Pettenkofer-Str. 8a, D-8000 München 2

Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland

Unter Mitwirkung von 78 Autoren, herausgegeben von Prof. Dr. GERHARD OLSCHOWY, Ltd. Direktor der Bundesforschunganstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie, Bonn-Bad Godesberg. 1978. XVI, 926 Seiten mit 265 Abbildungen und 133 Tabellen. Ganz auf Kunstdruckpapier. Leinen 198,— DM. Erschien im Februar 1978

Kurzgefaßte Inhaltsübersicht:

1. Gesellschaft und Umweltpolitik. 2. Ökologische Grundlagen des Natur- und Umweltschutzes: Bestandsaufnahme — Bewertung — Raumgliederung — Landschafts-Informationssystem — Systemanalyse. 3. Landschaftsfaktoren: Das Relief — Der Boden — Wasser und Gewässer — Luft und Klima — Flora und Vegetation (einschl. „Rote Liste") — Die Tierwelt (einschl. „Rote Liste"). 4. Eingriffe in die natürliche Umwelt: Eingriffe und ihre Wirkungen — Umweltverträglichkeit — Wirkungsanalyse — Verursacher: Verkehr; Industrie; Landwirtschaft und Flurbereinigung; Forstwirtschaft und Jagd; Siedlung; Freizeit und Erholung — Folgen: Lärm; Abfall; Immissionen; Strahlung. 5. Schutz der natürlichen Umwelt: Gebietsschutz — Objektschutz — Artenschutz — Biotopsicherung — Natur- und Nationalparke — Wertvolle Kulturlandschaften. 6. Landschaftsplanung und Landschaftsentwicklung: Methodik und Anwendung — Landschaftsplanung und Regionalplanung — Landschaftsplanung und Bauleitplanung — Landschaftsplanung und Fachplanung — Landschaftsbau. 7. Recht des Natur- und Umweltschutzes. 8. Ausbildung in der Landespflege. 9. Forschung in der Landespflege. Einrichtungen des Natur- und Umweltschutzes (Bund, Länder, Hochschulen, Bundesverbände). — Sachregister.

Natur- und Umweltschutz — das bedeutet Schutz der natürlichen und der gebauten Umwelt. Die dafür erforderlichen Maßnahmen haben deshalb eine biologisch-ökologische und eine technische Komponente. Das von Prof. Dr. Olschowy in Zusammenarbeit mit 77 namhaften Autoren aus Wissenschaft, Verwaltung und Praxis herausgegebene Standardwerk über den Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland hat seinen Schwerpunkt im biologisch-ökologischen Bereich.

In über hundert Beiträgen stellen Herausgeber und Mitarbeiter den Natur- und Umweltschutz als einheitlichen Komplex in seinem Beziehungsgefüge zwischen den weitverzweigten Spezialgebieten dar. Unter Berücksichtigung neuer Erkenntnisse der Wissenschaft, praktischer Erfahrungen und des jüngsten Standes der Gesetzgebung werden in neun Kapiteln Ursachen und Folgen menschlicher Eingriffe in die natürliche Umwelt behandelt, zugleich aber auch Ziele und Wege gezeigt, wie sich die Aufgaben und Probleme in Zukunft durch vorbeugende, erhaltende und aufbauende Maßnahmen, durch Planung und Forschung lösen lassen.

Die Veröffentlichung des Werkes ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt in mehrfacher Hinsicht von Bedeutung:

- Der Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland hat eine entscheidende Entwicklung erfahren: Neben die ökonomischen Bedürfnisse treten jetzt die ökologischen Erfordernisse als natürliche Lebensgrundlage des Menschen.
- Dank neuer Erkenntnisse der Wissenschaft lassen sich die Folgen menschlicher Eingriffe in den Naturhaushalt besser beurteilen, die Grenzen der Belastungen erkennen und Maßnahmen zum Ausgleich ergreifen. Die natürlichen Faktoren und Ressourcen der Landschaft werden in ihrer Nutzung und Belastung als ökologisches System verstanden.
- Mit neuen Methoden zur Analyse und Diagnose der natürlichen Umwelt und ihrer Belastbarkeit kann künftig die Umweltverträglichkeit von Eingriffen geprüft werden.
- Bundesgesetze zum Schutz von Mensch und Umwelt, Landesgesetze über Naturschutz und Landschaftspflege und das Bundesnaturschutzgesetz bieten die Grundlagen für wirksame Planungen und Maßnahmen zum Natur- und Umweltschutz.

Das Werk gibt, wie es im Geleitwort von Bundesminister Ertl heißt, „wichtige Einblicke in den heutigen Stand und die aktuellen Probleme der Wissenschaft. Es zeigt der Forschung bestehende Wissenslücken, leistet Regierung und Verwaltung Entscheidungshilfen und weist der Praxis Wege, wie Maßnahmen des Naturschutzes, der Landschaftspflege und der Umweltvorsorge auf wissenschaftlicher und gesetzlicher Grundlage vollzogen werden können".

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN



ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Vol. 43 (3), 129-192, 1978 ISSN 0044-3468





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 178,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 32,60 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 3, 129-192
ASTM-Coden: ZSAEA7 43 (3), 129-192 (1978)

Mit einer Beilage des Gustav Fischer Verlages und zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Megadendromus nikolausi, Gen. nov., sp. nov. (Dendromurinae; Rodentia), ein neuer Nager aus Äthiopien[1]

Von F. Dieterlen und H. Rupp

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Eingang des Ms. 2. 1. 1978

Abstract

Megadendromus nikolausi, Gen. nov., sp. nov. (Dendromurinae; Rodentia) a new rodent from Ethiopia

Described *Megadendromus nikolausi*, a further endemic rodent from the highlands of eastern Ethiopia on the skin and skull of the type specimen and datas of other material. By its giant form it can be easily distinguished from the related genus *Dendromus*. In skull and tooth characters however, mainly those of the molar structure, the differences are much more important. In contrary to the definition of the Dendromurinae there are existing two lingual cusps on M^1, probably homologous to t1 and t4 of the murid pattern. Behind t8 there is a further new element, not yet known in African Muroidea. It might be the precursory structure of the t6 of the Murinae. M^2 possesses similar and corresponding features. Within the Dendromurinae the molars of the other genera compared with *Megadendromus*, can be considered as derived and specialised. Between the cricetine and the murine molar pattern *Megadendromus* is holding a new and important position. Dendromurinae and Murinae seem to be much nearer related as could be presumed earlier.

Einleitung

Die Dendromurinae sind eine rein afrikanische Gruppe mäuseartiger Nager, die früher als Muriden angesehen wurden. In Größe, Körperbau, Verbreitung, Lebensraum und manchen biologischen Merkmalen sind sie, verglichen mit den Muriden, als spezialisiert zu bezeichnen. Vergleicht man die sieben Gattungen untereinander, gewinnt man den Eindruck einer sehr heterogenen Gruppe. Es sind zweifellos Reste einer einstigen mannigfaltigen Fauna mäuseartiger Nager, die vor der Zuwanderung der Murinae größere Gebiete und Lebensräume Afrikas besetzt hielt, als dies heute der Fall ist.

Von den sieben Gattungen — *Dendromus* Smith, 1829; *Prionomys* Dollman, 1910; *Dendroprionomys* Petter, 1966; *Malacothrix* Wagner, 1843; *Steatomys* Peters, 1846; *Leimacomys* Matschie, 1893; *Deomys* Thomas, 1888 — sind alle monotypisch bis auf *Steatomys* (3 Arten) und *Dendromus* (6—7 Arten), und nur diese Gattungen haben auch sehr große Verbreitungsgebiete. Von *Dendromus*, mit dem *Megadendromus* noch am nächsten verwandt ist, sind drei Arten — *mystacalis* Heuglin, 1863; *melanotis* A. Smith, 1834 und *mesomelas* Brants, 1827 — in Afrika weit verbreitet und kommen alle auch in Äthiopien vor. Das äthiopische Hochland beherbergt ferner den endemischen *D. lovati* De Winton, 1909. *D. messorius* Thomas, 1903 scheint eine selbständige, auf den Regenwald beschränkte Form zu sein. *D. kahuziensis* Dieterlen, 1969 ist eine punktförmig verbreitete endemische Montanform Zentralafrikas. *D. nyikae* Wroughton, 1909 ist wohl auch eine eigene, im südlichen Afrika verbreitete Art, doch

[1] *Megadendromus* wurde am 21. 9. 1977 in einem Vortrag Dieterlens beim „Colloquium on ecology and taxonomy of African small mammals" am Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, USA, erstmals vorgestellt.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 129—143

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

bereitet ihre Abgrenzung Schwierigkeiten. Die Stellung und Rolle der Dendromurinae in der Evolution der Muroidea und ihre Beziehung zu Cricetiden und Muriden, war schon Gegenstand vieler Arbeiten, z. B. von Miller und Gidley, Ellerman, Lavocat und Petter. Während sie früher zu den Muriden gestellt wurden, hat Lavocat (1959) die Dendromurinae aufgrund einer vermutlichen direkten Ableitung aus den fossilen Cricetodontidae (*Myocricetodon* nahestehende Formen) bei den rezenten Cricetiden eingereiht. Wenn er sie heute (Lavocat 1973) wieder in die Nähe der Muridae/Murinae rückt, so will er neben der verwandtschaftlichen Nähe im Rahmen der Muroidea, die Gleichberechtigung von Dendromurinae und Muridae/Murinae betonen und die Unterordnung bzw. Ableitung der einen aus der anderen Gruppe vermeiden. Denn in seiner „Systématique évolutive des Muroidea", die er nach der Auswertung der großen Funde der miozänen Nager Ostafrikas aufgestellt hat, leitet er alle rezenten Gruppen aus den Cricetodondidae her und ordnet sie anders als früher zueinander. Daß er dabei die rein afrikanischen Dendromurinae, von den übrigen, auch afrikanischen cricetidenartigen Gruppen entfernt und in die Nähe der aus Asien stammenden Muridae stellt, ist natürlich sehr hypothetisch und wurde in einer Kritik von Petter (1974) entsprechend vermerkt. In jedem Fall wird es bei der allein richtigen evolutiven Betrachtungsweise — die sich von neuen Funden und neuen Gesichtspunkten leiten läßt — in der Systematik auch in Zukunft immer wieder Umstellungen geben müssen, bis das tatsächliche zeitliche und räumliche Verwandtschaftsschema gefunden sein wird.

Unter dem gleichen Aspekt haben soeben Chaline et al. (1977) eine neue Klassifikation der Muroidea vorgeschlagen. Das Problem der Stellung der Dendromurinae umgehen sie dadurch, daß sie deren besondere Eigenstellung betonen und ihnen den Rang einer Familie geben, die als Dendromuridae die Unterfamilie der Dendromurinae und Petromyscinae umschließt. In einer früheren Arbeit hat Petter (1966) schematische Möglichkeiten aufgezeigt, wie die Herausentwicklung des murinen aus dem cricetinen Molarenmuster sich abgespielt haben könnte. Dabei nehmen die Gruppen der Petromyscinae — Dendromurinae — Cricetomyinae in dieser Reihenfolge die Zwischenstationen von Cricetiden zu Muriden ein. Da bislang keine besonders generalisierten Dendromurinae bekannt waren, konnten *Dendromus* und *Malacothrix* dafür noch am ehesten als repräsentativ gelten. Die Entdeckung von *Megadendromus* hat, wie wir sehen werden, neue und bessere Möglichkeiten geschaffen.

Fundgeschichte und Material

Im Juni 1976 sammelten Gerhardt Nikolaus, ein deutscher Ornithologe, und seine Begleiterin Marlies Raguschat, Kleinsäuger im Hochland von Bale/Äthiopien. Am 26. 6. hatten sie Schlagfallen in einem Biotop nahe der Baumgrenze oberhalb 3000 m NN stehen. Unter der Ausbeute von sieben Nagern, befand sich eine Maus, die Nikolaus nicht kannte und ihn zunächst an einen *Arvicanthis* erinnerte. Er nahm die Maße, präparierte den Balg und beließ den Schädel im Fleisch. Wenige Tage später zeigte er seinen Fang M. I. Largen, dem die Maus auch unbekannt war. Anfang September erhielt Dieterlen von Nikolaus eine Sendung, die neben anderem auch dieses Exemplar mit der Sammel-Nr. 396 enthielt. Da er die Gattung *Dendromus* gut kennt (Dieterlen 1969, 1971, 1976) und das neue Stück sofort als *Dendromus* oder ihm nahestehend ansprach, war er verblüfft über die riesenhafte Größe (KRL 129 mm, Gewicht 55 g) und mehr noch, nachdem er den frisch präparierten Schädel angesehen hatte. Rupp konnte Mitte September das Stück noch besichtigen, ehe er zu einer neuerlichen Äthiopienfahrt aufbrach. Bei diesem Aufenthalt führte Rupp zusammen mit Nikolaus und Raguschat eine Exkursion zum Mt. Chilalo-Massiv (4139 m) durch. Oberhalb 3800 m fingen sie vom 11. bis 13. 12. 1976 120 Kleinsäuger, unter denen sich auch drei Exemplare der neuen Form befanden. Von zwei Stücken wurden die äußeren Maße genommen und die Bälge präpariert, von drei Stücken die Schädel aufgehoben. Ferner machten sie in dieser Zone einen riesigen Gewöllefund, den sie ebenfalls geschlossen mitnahmen. Aus den probeweise heraus-

gelesenen Fragmenten identifizierte RUPP mehrere Stücke der neuen Form, die am Ort also keineswegs selten zu sein schien.

Vom ganzen Fang brachte RUPP Ende Dezember 1976 nur die Körpermaße mit und die aus den Gewöllen herausgelassenen Proben. Bedauerlicherweise ging alles andere Material verloren. Da dies erst nach mehreren Monaten Gewißheit wurde, konnten wir jetzt erst darangehen, die neue Form zu beschreiben. Wir tun dies anhand folgender Daten und Materials: Körpermaße und Gewichte von drei Stücken, Balg und Schädel des Typus vom Bale-Gebiet, 4 Ober- und 10 Unterkieferfragmente aus den Gewöllen.

Beschreibung von *Megadendromus*

Megadendromus nikolausi

Typus: ♀, Balg und Schädel (komplett), Sammel-Nr. 396, Fundort südlich Goba, Bale Mts./Äthiopien. Aufbewahrungsort Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Katalog-Nr. SMNS 23 982.

Körpermaße und -merkmale

Ein Vergleich der KRL in Tabelle 1 zeigt *Megadendromus* als rund 40 mm länger als *mesomelas,* der größten Art von *Dendromus,* die im Kivugebiet mit 81 mm eine sehr große, in den Aberdare Mts./Kenya mit 85 mm ihre größte Form besitzt. Ungewöhnlich ist auch die Schwanzlänge; ihre Relation zur Kopfrumpflänge ist mit rund 80 % sehr gering. Mit Ausnahme von *D. lovati* haben alle *Dendromus*arten weit über

Tabelle 1

Körpermaße der drei bisher gefangenen Exemplare von *Megadendromus* im Vergleich mit den *Dendromus*-Arten

	Sa.-Nr.	Sex	KRL in mm	SL in mm	KRL-SL Relation	HFL in mm	OL in mm	Gewicht in g
Megadendromus								
Typus, Bale Mts.	N 396	♀	129	98	76 %	27(25)	23	51
Mt. Chilalo (Bada)	R 507	♂	123	106	86 %	26(24)	26	66
Mt. Chilalo (Bada)	R 573	♂	117	92	79 %	27(25)	23	49
Dendromus								
mesomelas								
Kivu, n = 28			80,9	96,3	119 %	22,8	15,7	14,6
melanotis								
Kivu, n = 75			69,5	88,9	128 %	18,5	13,2	9,5
mystacalis								
Kivu, n = 18			63,6	77,5	122 %	16,5	12,8	8,1
lovati								
Äthiopien			73	68	93 %	18	15	8
kahuziensis								
Kivu, n = 2			80,5	126	155 %	21,5	14,5	11

Bei den *Dendromus*-Maßen handelt es sich um Mittelwerte. Bei beiden Gattungen ist die Hinterfußlänge mit Krallen, bei den Werten in Klammern ohne Krallen angegeben. Die Maße von *lovati* aus BOHMANN (1942), die übrigen aus DIETERLEN (1969, 1971, 1976).

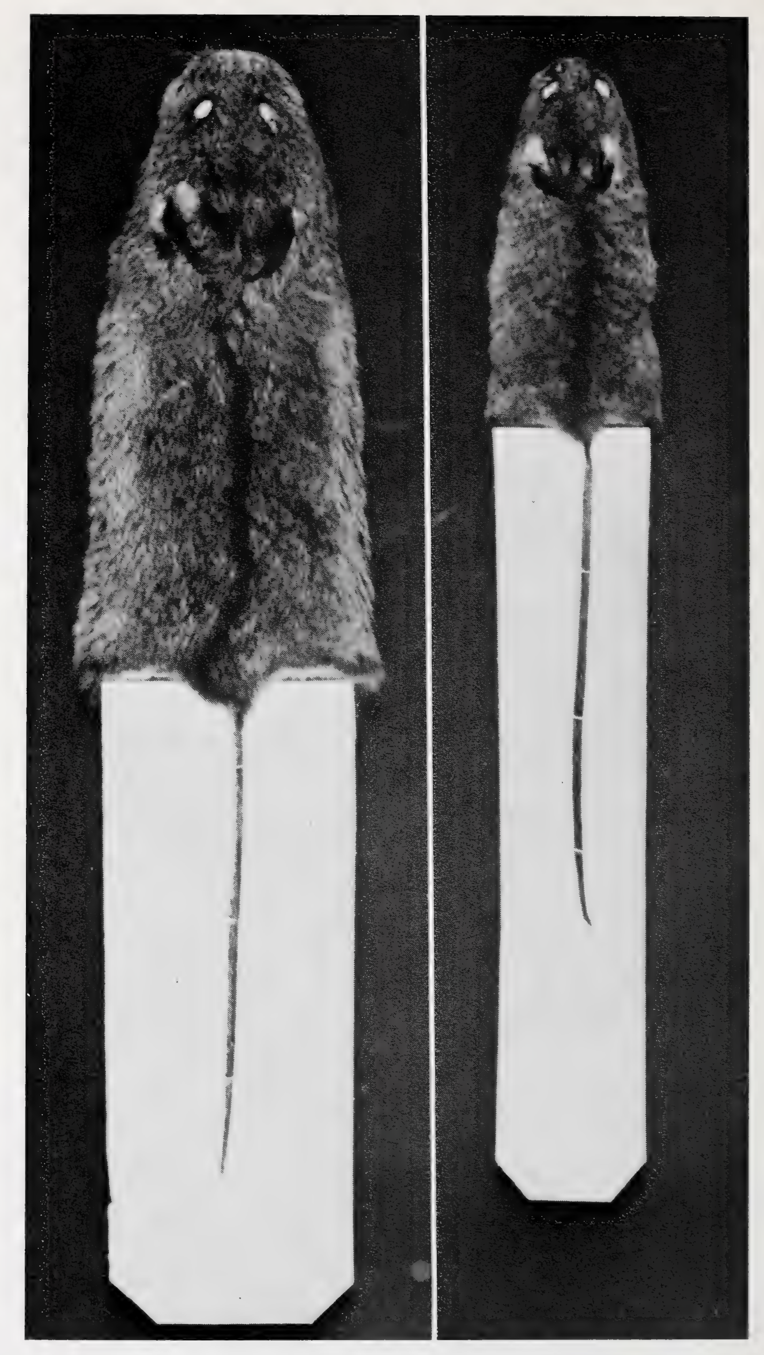


Abb. 1. Megadendromus (Typusexemplar) links im Vergleich mit einem *Dendromus melanotis* aus dem Bale-Gebiet

100 % liegende SL-Relationen. Gemessen an der Kopfrumpflänge ist die Hinterfußlänge bei *Megadendromus* relativ kurz zu nennen, die Ohren dagegen müssen am lebenden Tier geradezu riesig wirken. Den Größenunterschied zwischen beiden Gattungen zeigt am eindringlichsten ein Vergleich der Gewichte. Das Durchschnittsgewicht der drei *Megadendromus* liegt mit 55 g fast viermal höher als das von *D. mesomelas.* Wie ähnlich die *Dendromus*arten untereinander sind, merkt man jetzt besonders beim Vergleich mit der neuen Gattung.

Die Hand von *Megadendromus* besitzt gut ausgebildete Handpolster. D 1 fehlt, D 2 bis D 4 sind lang, ihre Krallen als sehr lang zu bezeichnen D 5 ist als 1—2 mm langes krallenloses Rudiment vorhanden. Am Fuß ist der Hallux ein etwa 2 mm messender kurzer Stumpen. D2 und D4 sind ca. 8 mm lang, fast die Hälfte davon entfällt auf die Krallenlänge. D5 ist relativ lang und vermutlich opponierbar. Abgesehen von der Krallenlänge zeigen Hände und Füße gegenüber *Dendromus* nichts Besonderes.

Färbung und andere Merkmale des Haarkleides

Megadendromus spricht man auf den ersten Blick als einen *Dendromus* an, wobei am meisten Ähnlichkeit zu *mesomelas* besteht. Dementsprechend ist die Rückenoberseite kräftig braun gefärbt und einheitlich von den Ohren bis zur Schwanzwurzel. Der kräftige, jedoch nur 3 mm breite schwarze Aalstrich beginnt etwa 2 cm hinter den Ohren und verdünnt sich kurz vor der Schwanzwurzel. Die Oberseite des Kopfes ist in der Medianen ebenso kräftig braun wie der Rücken, nach den Seiten zu jedoch heller. Die Ohren sind an der Vorderseite lateral dunkel behaart, nach der Mitte zu bräunlich und nach der Kopfmitte hin fast nackt. An der Ohrenrückseite ist es umgekehrt, hier ist die Lateralseite fast nackt, während die braunen Haare der Kopfmitte nach beiden Seiten bis zur Mitte der Ohren übergreifen. Rund um die Augen sind dunkle Haare so spärlich vertreten, daß man nicht, wie bei *Dendromus,* von einer „Brille" sprechen kann.

Das Braun der Körperoberseite beruht auf der entsprechenden Färbung des apikalen Viertels der Wollhaare. Ihre unteren $^{3}/_{4}$ sind dagegen grauschwarz, was auch für *Dendromus* typisch ist. Das Wollhaarfell wird von den verstreut wachsenden, schwarzen Grannenhaaren durchstoßen. Sie sind am Hinterrücken etwa 18 mm lang, während die Wollhaare ca. 15 mm messen. Wie an dieser Stelle, so ist auch das ganze Haarkleid von *Megadendromus* ziemlich lang.

Nach den Seiten zu wird die ganze Körperoberseite heller und geht in die dünne Hellbraunfärbung der Bauchseite über, unter der das unterseitige Grau der Wollhaare durchschimmert. Die Bauchseite ist samtähnlich, wie bei vielen *D. mesomelas*-Formen gefärbt. Nach vorn, auf Höhe der Brust und am Kopf ist die Färbung nur in der Medianen erhalten, während Kopfseiten und Schulterregion kräftig rotbraun sind.

Die Hände sind *dendromus*artig silbergrau behaart, ebenso die Füße, die über dem Fersengelenk die auch für *Dendromus* charakteristische Zone schwarzer Haare haben. Der Schwanz ist viel länger und dichter behaart (obwohl makroskopisch gerade wahrnehmbar) als bei *Dendromus.* Die Borsten sind etwa 2 mm lang — gegen ca. 1 mm bei *Dendromus* —; die Ringstruktur ist nicht mehr zu sehen (vgl. DIETERLEN 1971). Die Schwanzhaut ist durchgehend hell, d. h. kaum pigmentiert. Die Borsten sind an der Schwanzoberseite nur in einem schmalen Längsstreifen dunkel, sonst weißgrau gefärbt.

Eine Beschreibung der Färbung der beiden Fänge vom Mt. Chilalo konnte RUPP damals aus Zeitmangel nicht anfertigen. Er glaubt sich zu erinnern, daß diese Stücke in der Rückenfärbung etwas rötlicher waren.

Tabelle 2

Schädelmaße (in mm) des Typus von *Megadendromus* im Vergleich mit den Mittelwerten einiger *Dendromus*-Arten

	größte Schädellänge	Hirnkapsel-breite	Jochbogen-breite	Interorbital-breite	Nasallänge
Megadendromus					
Typus	30,3	14,1	15,1	3,2	12,8
Dendromus					
mesomelas Kivu, n = 16	24,1	10,8	11,9	3,2	9,0
melanotis Kivu, n = 29	22,1	10,2	11,0	3,25	8,0
mystacalis Kivu, n = 13	20,0	9,25	10,2	2,8	7,1
lovati Äthiopien	22,3				
kahuziensis Kivu, n = 2	23,5	10,2	10,9	3,25	9,45

Schädel

Leider stehen nur die Maße der Typusexemplars zur Verfügung (Tab. 2), da ja die Schädel der anderen Exemplare verlorengingen. Das wichtigste Schädelmaß ist, die Abb. 2 und 3 zeigen es deutlich, die sehr geringe Interorbitalbreite, die der von *D. mesomelas* entspricht, dessen Schädel jedoch um $^1/_4$ kürzer ist. *Megadendromus* ist also ausgesprochen stenocephal.

Das bedeutendste Schädelmerkmal scheint uns jedoch die Stelle zu sein, wo Os frontale und Os parietale zusammentreffen. Während dies bei *Dendromus* und vielen anderen Gattungen, entlang einer glatten Naht, in einer harmonisch nach vorne konkav verlaufenden Kurve geschieht, berühren sich die beiden Knochen bei *Megadendromus* abrupt in einer geraden, senkrecht zur Schädellängsachse verlaufenden Linie (die in sich mäanderartig geschlungen ist), (Abb. 3). Einen derartigen Nahtverlauf haben wir an Hunderten von *Dendromus*schädeln niemals beobachtet. Daß diese Verhältnisse in Zusammenhang mit der Stenocephalie stehen, ist durchaus möglich.

Die Gaumenspalten enden in Höhe des ersten Drittels mit M^1, zeigen also eine normale Erstreckung. Der Masseterhöcker an der Jochbogenplatte ist — wie bei den meisten *Dendromus*arten — deutlich ausgebildet. Die Stellung der Jochbogenplatte ist als normal zu bezeichnen. Das infraorbitale Foramen ist — vielleicht infolge der Stenocephalie — relativ hoch und schmal. Die Auskehlung am sog. Supraorbitalbogen (Bohmann 1942) ist ziemlich stark, jedoch ist der verbliebene Steg nicht besonders dünn, sondern scheint einfach etwas nach rückwärts verlagert. Die Ohrbullae sind relativ groß.

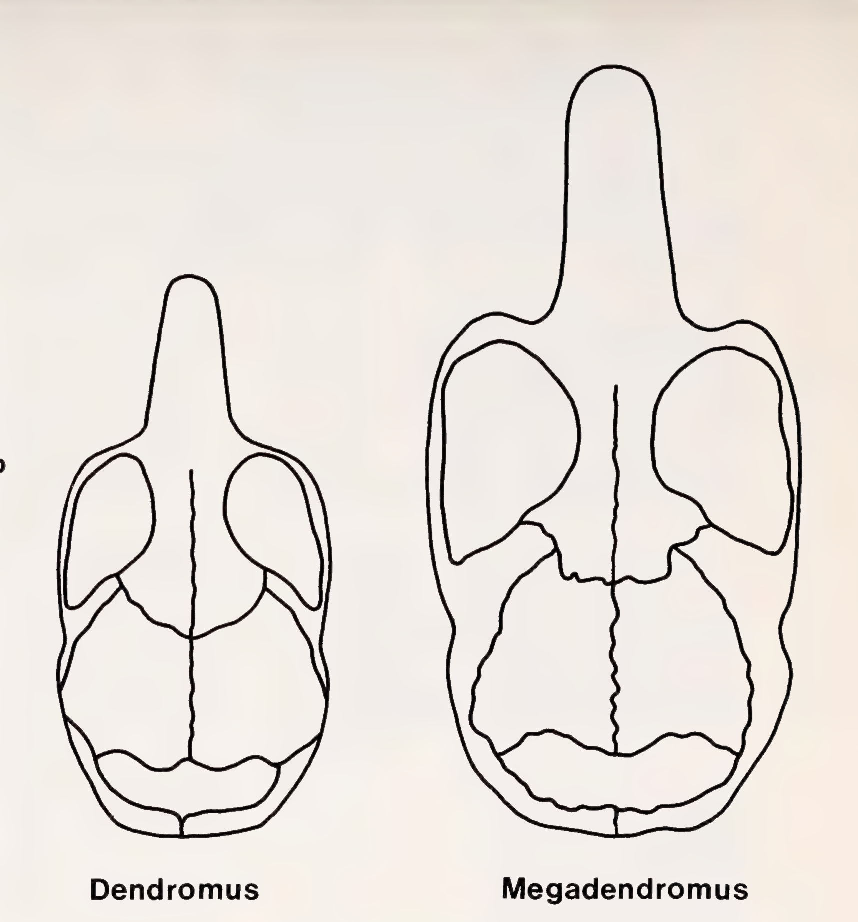


Abb. 2. Megadendromus (Typusexemplar) Schädel von oben (a), unten (b) und von seitlich (c). Der Maßstab zeigt cm-, mm-, und 1/2-mm-Einteilung

Dendromus

Megadendromus

Abb. 3. Schädel von *Megadendromus* und *Dendromus* im maßstabgerechten Vergleich. Man beachte den unterschiedlichen Verlauf der Nähte im Bereich von Frontale und Parietale. Die starke Mäandrierung der Nähte bei *Megadendromus* ist nur angedeutet

Gebiß

Incisiven

Die Stellung der oberen Schneidezähne ist orthodont. *Dendromus*arten haben eine ortho- bis opisthodonte Position. Die Nähe zur Gattung *Dendromus* zeigt sich auch in der Furchung der oberen Incisiven. Während die Lage der Furche — von der Medianen etwas nach außen — gleich ist, ist deren Tiefe unterschiedlich, d. h. der tiefen, den Schneidezahn fast faltenartig gestaltenden Furche von *Dendromus,* steht bei *Megadendromus* eine relativ seichte Furche gegenüber. Die oberen Incisiven sind orangegelb, die unteren mittel- bis hellgelb gefärbt.

Molaren

Glücklicherweise konnte Rupp vom Chilalo wenigstens einen kleinen Teil von Gewöllefragmenten von *Megadendromus* mitbringen. Dies ermöglicht uns — über die des Typs hinaus — eine bessere Vorstellung wenigstens von den Dimensionen der Molaren. Wie schon bei den Körpermaßen, so zeigen auch die Molarengrößen (Tabelle 3), daß

Tabelle 3

Molarenmaße von *Megadendromus* im Vergleich zu einigen *Dendromus*-Arten

	OMR	M^1 Länge	M^1 Breite	M^2 Länge	M^3 Länge	UMR
Megadendromus						
Typus	6,0	3,3 (100 %)	1,8	1,8 (55 %)	0,9 (27 %)	5,2
Fragmente aus Gewöllen	5,7 n = 1	3,2 (3,1—3,6) n = 5	1,8 (1,7—1,9) n = 5	1,8 (1,7—1,9) n = 5	0,9 n = 1	5,3/5,5 n = 2
Dendromus						
mesomelas, n = 16/5	4,0	2,3 (100 %)	1,2	1,2 (53 %)	0,38 (16 %)	3,5
melanotis, n = 29/5	3,45	2,0 (100 %)	1,1	1,1 (55 %)	0,30 (15 %)	
mystacalis, n = 13	3,15					
lovati	3,7					
kahuziensis, n = 2	3,45					

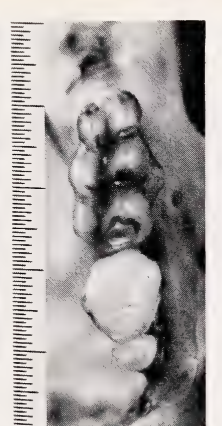
OMR = obere, UMR = untere Molarenreihe.

das Typusexemplar wohl durchschnittliche Dimensionen innerhalb der Gattung besitzt. Wir sehen ferner, daß die obere und untere Molarenreihe von *Megadendromus* etwa $^1/_3$ länger ist, als die der größten *Dendromus*art *mesomelas.* Sehr bemerkenswert ist ferner die beträchtliche relative Größe von M^3 bei *Megadendromus:* gemessen am M^1 (100 %) ist dieser Zahn mit 27 % nahezu doppelt so lang als der schon rudimentär zu nennende M^3 von *Dendromus.* Man wird diese Verhältnisse bei *Megadendromus* als primitiv und als evoluiert bei *Dendromus* ansehen dürfen (vgl. auch Abb. 4 und 5). Abb. 7 zeigt, daß es bei den unteren Molaren ganz ähnlich ist.





Abb. 4 a. Rechte obere Molarenreihe von *Megadendromus* (Typus). Man beachte besonders am M¹, daß zwei linguale Höcker ausgebildet sind und hinter dem t8 ein vierter Höcker in der medianen Longitudinalreihe existiert. Am M² besteht ein sehr großes Schlußelement und der M³ ist ungewöhnlich groß. — *b.* linke obere Molarenreihe von *Megadendromus.* Gewöllefragment, dem der M³ fehlt. Etwas jüngeres Stück als bei *a.* Die Maßstäbe zeigen 1-mm, 1/10-mm- und 1/20-mm-Einteilung



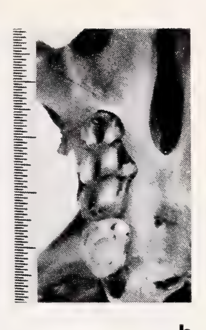


Abb. 5 a. Rechte obere Molarenreihe von *Dendromus melanotis.* Man beachte, daß — wie für alle Dendromurinae typisch — lingual nur ein Höcker am M¹ existiert. Als typisch für die Gattung *Dendromus* tragen M² und der sehr kleine M³ kaum erkennbare Strukturen. — *b.* Rechte obere Molarenreihe von *Dendromus melanotis* (M³ fehlt). Am M¹ ist als Seltenheit für die Gattung *Dendromus,* der schmale Grat zu beachten, der vom einzigen lingualen Höcker nach hinten zu einer breiten, aber höckerlosen Schlußrampe zieht. Die Maßstäbe zeigen 1-mm-, 1/10-mm- und 1/20-mm-Einteilung

Die Strukturen der Molaren

Zunächst ist für *Dendromus* als grundsätzlich anzuführen, daß M2 und M3 in Ober- und Unterkiefer eine andere Stellungsebene haben als der M1. Stehen die Kauflächen der ersten Molaren mehr oder weniger senkrecht aufeinander, so sind die zweiten und dritten schräg nach innen zur Mundhöhle geneigt. Ihre Kauebene ist also eine andere als zwischen M¹ und M₁. Dies ist aber nicht der Grund, daß M2 und M3 bei *Dendromus* fast strukturlos sind, d. h., anders als beim M1, ohne Höcker und nur mit flachen Rippen versehen, sondern sie sind strukturarm schon beim Durchbrechen aus der Zahnleiste. Später, beim Gebrauch, werden sie schnell abgetragen und verlieren ihre Muster ganz. Auch der M1 wird in seinem hinteren Teil relativ schnell abgekaut.

Megadendromus, dessen Molaren ähnliche Stellungsebenen haben wie *Dendromus,* besitzt aber auf M2 und M3 ausgeprägte Höcker- und Rippenstrukturen und zwar nicht nur am durchbrechenden Zahn, sondern noch lange danach (Abb. 4a, 7a). Ebenso wie die beträchtliche Größe des M3, so darf man auch seine ausgeprägte Struktur und die des M2 als ursprünglich werten, im Vergleich zum evoluierten Typ *Dendromus,* der auf dem Wege der „Abschaffung" oder zumindest Funktionsreduzierung von M2 und M3 zu sein scheint. Die Abb. 4 und 5 ermöglichen uns einen Vergleich der Molarenstrukturen von *Megadendromus* und *Dendromus.*

M^1

Ganz vorne steht bei *Megadendromus* ein akzessorischer kleiner Höcker, den alle untersuchten Objekte aufweisen; auch *Dendromus* besitzt ihn in der Regel. Am vordersten Querbogen (Vorbogen) sind t2 und t3 groß und normal ausgebildet. Sie, wie auch die dahinter stehenden t5 und t6, sind deutlich durch einen sich im Längsverlauf des M^1 ausdehnenden Grat angenähert, der an den Längsgrat der Molaren des cricetinen Musters — plan cricetin PETTERS (1966) — erinnert und als primitiv zu deuten wäre. Bei *Dendromus* zeigt sich dieser Grat ganz selten und nur in Ansätzen.

Auf der lingualen Seite des t5 bemerken wir einen großen Höcker, der dem t4 der Muriden zu entsprechen scheint, nach PETTER (1966) in Wirklichkeit aber dem t1 homolog zu setzen ist. Auch *Dendromus* und andere Dendromurinae haben ihn; seine Existenz als einziger lingualer Höcker galt als Charakteristikum dieser Unterfamilie. Das Fragment in Abb. 4b zeigt einen sehr großen akzessorischen Höcker lingual von t2, also an der Stelle, wo bei Muriden der t1 sitzt. Mangels Material müssen wir von einer Deutung dieses Phänomens absehen, doch sei erwähnt, daß auch *Malacothrix* an dieser Stelle einen kleinen Höcker aufweisen kann.

In der nächsten Querreihe schließt sich lingual an den t8 ein für die Dendromurinen neues Element an, ein faltenartiger Höcker (Abb. 4a und b) oder ein echter Höcker, wie bei einem anderen Exemplar. Er erinnert natürlich an den t7 der Muriden, ist aber nach PETTERS Hypothese dem zweiten lingualen Höcker der Cricetomyiane (Abb. 6) gleichzusetzen, der dem t4 der Muriden homolog ist. Bei *Dendromus* ist in seltenen Fällen lingual von t8 allenfalls ein Längsgrat zu finden, der jedoch keine Höckerstruktur besitzt (Abb. 5b). Beim Typus-Stück liegt vor diesem t4 noch ein winziges akzessorisches Höckerchen, das bei den Fragmentexemplaren nicht auftritt. Labial von t8 hat sich ein individualisierter t9 ausgebildet, der vom *Dendromus*-Muster beträchtlich abweicht.

Mit der Transversalreihe „t4“ — t8 — t9 ist der Zahn aber noch nicht zu Ende, denn hinter dem t8 ist ein großer, völlig neuer Höcker ausgebildet, der sich in der longitudinalen Medianreihe (t2 — t5 — t8) wie als ein vierter Höcker anreiht (Abb. 5 a—b). Er ist uns in dieser Ausprägung von keinem anderen lebenden Nager bekannt.

Allerdings hat auch *Cricetomys* in diesem Bereich häufig einen — vor der Abtragung — isolierten Höcker (Abb. 6), der von PETTER (1964) als „trace du cingulum postérieur des Cricetodontinés“ angesehen wird, aber er ist doch anders gelagert und bedeutend kleiner als bei *Megadendromus* und seine Beziehungen zu t8, wie zu dem aus t8 hervorgegangenen „t4“ von *Megadendromus,* sind bei *Cricetomys* nicht erkennbar. Trotzdem können die fraglichen Höcker von *Cricetomys* und *Megadendromus* homolog sein. Bei *Dendromus* kommt es vor, daß hinter dem t8 noch eine relativ breite höckerlose Zone existiert, in der sich Vertiefungen befinden (Abb. 5b).

Wie ist die Existenz und Bedeutung dieses hinter t8 stehenden Höckers von *Megadendromus* zu beurteilen? Zieht man die Neubildung „t4“ und ihre



Abb. 6. Rechte obere Molarenreihe von *Cricetomys emini.* Man beachte jeweils am M^1 und M^2 die beiden lingualen Höcker und den am Ende des Zahns labial stehenden isolierten Höcker. Der Maßstab zeigt 1-mm-, $^1/_{10}$-mm- und $^1/_{20}$-mm-Einteilung

Verbindung zu diesem Endhöcker in Betracht, denkt man an den t7 der Muriden und damit an das Muster dieser evoluierten Gruppe.

Könnte man nicht *Megadendromus* als einen primitiven Dendromurinen ansehen, von dem es zu den primitiveren Muriden doch eine — direkte — Verbindung gibt? Diese Vermutung muß nicht im Widerspruch zu der von LAVOCAT, PETTER u. a. vertretenen und im ganzen wohl richtigen Hypothese der Entstehung der Muriden stehen. In jedem Fall zeigt sie, daß man von den Dendromurinae auch ohne das Zwischenstadium Cricetomyinae *(Cricetomys)* zum Molarenmuster der primitiveren Muriden gelangen kann. Außerdem muß bedacht werden, daß bisher fast nur Gattungen ziemlich weit evoluierter Dendromurinen bekannt waren, und daß *Megadendromus* das bei weitem primitivste Muster dieser Gruppe aufweist.

M^2

Labial vorn ist als Rest des Vorbogens (M^1) ein relativ großer t3 vorhanden. Im Unterschied zu den Muriden fehlt lingual vorn bezeichnenderweise der t1, da er sich „noch" in der nächsten Reihe befindet: von links nach rechts t1 — t5 — t6. Während in dieser Reihe die Höcker noch individualisiert sind, sind sie in der nächsten zu einem recht gleichförmigen Bogen verschmolzen, doch scheint dieser noch drei Elemente erkennen zu lassen. Ein riesiges Schlußelement, das ebenso ungewöhnlich ist, wie das des M^1 rundet den M^2 nach hinten ab. An der lingualen Seite ist es mit dem vor ihm liegenden Bogen verbunden. Beim derzeitigen Stand unserer Kenntnisse bleibt es als neu zu registrieren und — wie beim M^1 — vielleicht dem t7 homolog zu setzen.

M^3

Auch dieser Molar läßt bei *Megadendromus* noch einen relativ großen t3 erkennen und von den nächsten beiden Reihen zwei Bögen, die lingual verschmolzen sind. An der offenen, labialen Seite sitzt zwischen ihnen ein kleiner Höcker.

Wie schon erwähnt, sind bei *Dendromus* die Strukturen von M^2 und M^3 so schwach ausgebildet, auch bei jungen Tieren, daß ein guter Vergleich mit *Megadendromus* nicht durchzuführen ist.



Abb. 7. Megadendromus, untere rechte Molarenreihe. *a.* Typus, zeigt das stärker, *b.* das noch kaum abgetragene Höckermuster (an diesem Mandibelfragment fehlt der M_3). Die Maßstäbe zeigen 1-mm-, 1/10-mm- und 1/20-mm-Einteilung



Abb. 8. Fangbiotope von *Megadendromus nikolausi. (Oben).* Bale-Hochland, oberhalb 3000 m. Rechts Bestände von *Erica arborea.* Im Vorder- und Mittelgrund blühende *Helichrysum*-Polster. *(Unten).* Chilalo-Massiv (Bada). Eintönige *Erica arborea*-Flächen in 3800 m Höhe.

Untere Molaren

Ähnlich wie beim M^1 ist hier die Struktur ebenfalls mannigfaltig und kompliziert.

Da die Besonderheiten von *Megadendromus* an der oberen Molarenreihe deutlich herausgestellt wurden, sei hier auf eine Detailbeschreibung der unteren Molaren verzichtet.

Die Biotope von *Megadendromus*

Bale Goba: Der Fangort des Typusexemplares liegt etwa 5 km südlich der Provinzhauptstadt Goba (7°50'N/39°22'E) an der Straße nach Masslo in ca. 3000 bis 3300 m über NN. Der Biotop ist als Übergangsbereich des hochmontanen *Hagenia abessynica-Hypericum lanceolatum*-Waldes zur *Erica arborea*-Zone und afroalpinen Grasland zu bezeichnen. Im Gegensatz zum zweiten Fanggebiet ist die Vegetation vielgestaltiger. Es gibt trockene Areale, die fast ausschließlich aus *Helichrysum*-Polstern bestehen, daneben existiert Ericaceengebüsch und an feuchten Stellen Grasbülten von *Carex* etc. (vgl. Rupp 1978). Nach Nikolaus wurde das Tier an einer feuchten grasigen Stelle gefangen (Abb. 8 oben). In der gleichen Nacht fingen sich außer *Megadendromus*, 3 *Lophuromys flavopunctatus*, 2 *Stenocephalemys griseicauda* und 1 *Dendromus melanotis* (Abb. 1).

Mt. Chilalo-Gebiet: Der Fangort liegt etwa 50 km südöstlich Asella (Provinz Arussi) an der Straße nach Ticho in einer Höhe von 3800 m, also weit oberhalb der Baumgrenze. Genauer Ort ist der westliche Hang des Bergkammes, der den Mt. Bada mit dem Mt. Chilalo verbindet (Abb. 8 unten). Die im Biotop dominierende Vegetation besteht aus eintönigen Flächen von *Erica arborea,* die im Bereich von Abflußrinnen durch reine *Alchemilla*bestände und an Stellen mit Quellhorizonten und Gebieten mit Staunässe durch Moore mit Grasbülten und einzelnen *Lobelia rhynchopetalum* unterbrochen werden.

Alle drei Exemplare wurden in dichten *Erica*beständen jeweils während der Nacht gefangen. Die Gesamtausbeute war wider Erwarten sehr groß — 120 Kleinsäuger mit z. B. 40 *Otomys typus,* 39 *Stenocephalemys griseicauda* und *albocaudata,* 23 *Lophuromys flavopunctatus,* 1 *Dendromus melanotis* usw.

Etwa 800 m tiefer, im Übergangsbereich zum montanen Wald fing Rupp keine weiteren Exemplare von *Megadendromus.* In dieser Höhe war die Nagerpopulation überhaupt sehr gering, im Gegensatz zum Balegebiet. Möglicherweise führt eine starke Beweidung des Ericaceenbestandes zum Verschwinden des dichten Unterwuchses und mindert so allgemein die Existenzmöglichkeiten der vorkommenden Nager.

Bis jetzt läßt sich also sagen, daß *Megadendromus nikolausi* sich wohl hauptsächlich in dichten Ericaceenbeständen oberhalb der Baumgrenze im afroalpinen Bereich aufhält. Wichtig ist, daß die Bestände zum Boden hin durch dichten Bewuchs abgeschlossen sind. Möglicherweise spielen außer der besseren Deckung auch bessere ernährungsmäßige und mikroklimatische Bedingungen (Windschutz verbunden mit geringerer Auskühlung) eine Rolle.

Diskussion

Megadendromus nikolausi kommt aus Hochlandbiotopen zwischen 3000 und 4000 m des für seine Endemismen bekannten östlichen Plateaus Äthiopiens. Man spricht ihn nach dem Balg sofort als einen *Dendromus* an; einen riesenhaften, kurzschwänzigen *Dendromus* allerdings, der etwa 4 cm länger ist und das vierfache Gewicht der schwersten *Dendromus*-Art besitzt. Soweit wird schnell klar, daß man es mit einer neuen Art zu tun hat.

Die Tendenz zum Riesenwuchs besteht bei den Nagern Äthiopiens in ganz ungewöhnlichem Maße. Allein auf dem östlichen Plateau und konzentriert um die Massive von Mt. Batu und Mt. Bale finden sich vier endemische Riesenformen: *Tachyoryctes macrocephalus* — beträchtlich größer als *T. splendens; Lophuromys melanonyx* — größte Art ihrer Gattung; *Arvicanthis blicki* — größer als andere *Arvicanthis*-Arten und *Megadendromus nikolausi.* Auch die westlichen äthiopischen Hochländer haben Großformen, so *Lophuromys flavopunctatus* im Gebiet von Jimma, 1700 m (Rupp 1978). Ebenfalls aus diesem Raum kommt das einzige Exemplar von *Pelomys rex,* eines Riesen, dessen gattungsmäßige Zuordnung mangels Schädelmaterials noch nicht exakt möglich ist. Auf weitere Großformen bei ansteigender Meereshöhe hat Rupp (1978) bei den Gattungen *Praomys* und *Stenocephalemys* hingewiesen. Von keinem Gebiet Afrikas, einschließlich der Hochländer, sind derart eindeutige und zahlreiche Beispiele von Riesenwuchs bekannt.

Schädel- und Zahnmerkmale der neuen Form und dabei besonders solche der Molarenstruktur greifen jedoch über das Artniveau weit hinaus. Am Schädel trennt ein ungewöhnlicher Nahtverlauf Frontale und Parietalia. Die schmale Interorbitalregion bewirkt überdies eine Stenocephalie, die nach Rupp (1978) auffällig auch bei anderen äthiopischen Nagern *(Stenocephalemys, Praomys)* vorkommt. Im Gebiß weisen — anders als bei *Dendromus* — die zweiten und dritten Molaren deutliche, gut zu beschreibende Strukturen auf. Der dritte Molar ist relativ etwa doppelt so groß wie bei *Dendromus.*

Die Höcker- und Bögenstruktur der Molaren ist bei *Megadendromus* als mannigfaltig und kompliziert zu bezeichnen, was im Vergleich mit den anderen spezialisierteren Formen der Dendromurinae als primitives Merkmal gewertet werden muß. So betrachtet hat *Megadendromus* die primitivste Molarenstruktur aller Gattungen dieser Unterfamilie. Am M^1 existieren — abweichend von der Definition der *Dendromurinae* — zwei linguale Höcker; der übliche, dem t1 der Muriden homologe und dahinter ein neuer, dem Muriden-t4 gleichzusetzender Höcker. Hinter dem t8 ist, gleichsam als vierte Höckerquerreihe, eine weitere Neubildung entstanden, wie sie in dieser Ausprägung von afrikanischen Myomorpha überhaupt nicht bekannt ist. Sie ist vorläufig als die, dem t7 mancher Muriden entsprechenden Struktur zu deuten. Auch der M^2 besitzt dieses neue und für diesen Zahn besonders große und ungewöhnliche Schlußelement.

Es scheint sich zu zeigen, daß *Megadendromus* die cricetomyine Molarenstruktur, wie sie *Cricetomys* aufweist, als Zwischenstufe in der Evolution vom cricetinen zum murinen Muster zumindest ergänzt, vielleicht sogar ersetzt. Von *Megadendromus* als primitivem Dendromurinen zu (den Molarenmustern von) gewissen Muriden, z. B. *Parapodemus,* scheint es engere Beziehungen zu geben als zwischen Cricetomyinen und Muriden. Am Stammbusch der Muroidea liegen die Zweige der Dendromurinae und Murinae vermutlich beieinander und könnten aus einem nahen gemeinsamen Ast hervorgegangen sein.

Zusammenfassung

Megadendromus nikolausi, ein weiterer Endemit aus dem östlichen Hochland Äthiopiens, wird anhand des Typus' und Daten weiteren Materials beschrieben und mit der verwandten Gattung *Dendromus* verglichen, von der sie sich durch Riesenwuchs unterscheidet. In Schädel- und Zahnmerkmalen, besonders der vorläufig als primitiv zu deutenden Molarenstruktur, sind die Unterschiede noch gravierender. Am M^1 existieren, abweichend von der Definition der Dendromurinen, zwei linguale Höcker, die t1 und t4 der Muriden homolog sein dürften. Hinter dem t8 ist eine weitere, für afrikanische Muroidea einmalige Neubildung entstanden, die zunächst als Vorläuferstruktur des t7 der Murinae zu deuten ist. M^2 besitzt ähnliche, seinen Verhältnissen entsprechende Muster. Innerhalb der Dendromurinae sind die Molaren der anderen Gattungen gegenüber *Megadendromus* als abgeleitet und spezialisiert anzusehen.

Zwischen cricetinem und murinem Molarenmuster nimmt *Megadendromus* eine neue und wichtige Position ein. Danach scheinen Dendromurinae und Murinae bedeutend näher verwandt, als bisher anzunehmen war.

Literatur

Bohmann, L. (1942): Die Gattung *Dendromus* A. Smith. Zool. Anz. **139**, 33—53.

Chaline, J.; Mein, P.; Petter, F. (1977): Les grandes lignes d'une classification evolutive des Muroidea. Mammalia **41**, 245—252.

Dieterlen, F. (1969): *Dendromus kahuziensis* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia) — eine neue Art aus Zentralafrika. Z. Säugetierkunde **34**, 348—353.

— (1971): Beiträge zur Systematik, Ökologie und Biologie der Gattung *Dendromus* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia), insbesondere ihrer zentralafrikanischen Formen. Säugetierk. Mitt. **19**, 97—132.

— (1976): Zweiter Fund von *Dendromus kahuziensis* (Dendromurinae; Cricetidae; Rodentia) und weitere *Dendromus*-Fänge im Kivu-Hochland oberhalb 2000 m. Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie) Nr. **286**, 1—5.

Lavocat, R. (1959): Origine et affinités des Rongeurs de la sousfamille des Dendromurinés. C. R. Acad. Sci. Paris **248**, 1375—1377.

— (1962): Réflexions sur l'origine et la structure du groupe des Rongeurs. Centre Nat. Rech. Sci. **104**, 301—310.

— (1973): Les Rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier, 1.

Petter, F. (1964): Affinités du genre *Cricetomys*. Une nouvelle sousfamille des Rongeurs Cricetidés, les Cricetomyinae. C. R. Acad. Sci. Paris **258**, 6516—6518.

— (1966): L'origine des Muridés. Plan cricétin et plans murins. Mammalia **30**, 205—225.

— (1974): Besprechung der Arbeit von R. Lavocat: Les Rongeurs du Miocène d'Afrique Orientale. Mammalia **38**, 350—352.

Rupp, H. (1978): Beiträge zur Systematik, Verbreitung und Ökologie äthiopischer Nager. Ergebnisse mehrerer Forschungsreisen. Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie).

Yalden, D. W.; Largen, M. J.; Kock, D. (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2. Insectivora and Rodentia. Monitore Zool. Italiano N. S. Suppl. VIII, 1, 1—118.

Anschrift der Verfasser: Dr. Fritz Dieterlen und Hans Rupp, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1

Combs, fur and coat care related to habitat in the Ctenodactylidae (Rodentia)

By Wilma George

Receipt of Ms. 25. 11. 1977

Abstract

Described are the coat and toe combs of five species of gundi (Ctenodactylidae).

The length of the fur of the five species is negatively correlated with the mean minimum annual temperature of their habitat. It is suggested that in the northern Sahara the fur is important in insulating against the winter cold. The density of the fur protects against desert winds.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 143—155

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

The structure of the individual hairs (cuticle, medulla and cross-section) is described. The structure differentiates the hairs from those of other mammals.
The characteristic combs on the two inner toes of the hind feet of the five species are described. Their use in coat care is discussed.
Gundis have sharp curved claws essential for gripping rocks but unsuitable for scratching soft fur. The toe combs take the place of claws in normal scratching activities.

Introduction

Gray (1830) first named the North African gundi-mouse *Ctenodactylus,* or comb-toe, on account of the 'tufts of rigid hair' on the inner two toes of the hind feet. For the same reason, Blyth (1855) called the Ethiopian genus *Pectinator.* In describing the other two genera of the family, *Massoutiera* from Algeria and *Felovia* from Mali, Lataste (1881, 1885) and Rosevear (1969) doubted the presence of combs on the toes. But, in 1893, when Zittel invented the family Ctenodactylidae for the four genera, it was generally assumed that combs on the toes of the hind feet were characteristic of the family. Few other rodents have such tufts of bristles on their hind feet but they are found in the South American Chinchillidae and Ctenomyidae and in the South African Petromuridae.

The function of the comb is said to be for grooming and 'dressing the pelage' (Packard, 1967) and has been likened to a teasel brush (Roth, 1956) but no exact descriptions of the combs of the different genera have been given nor of their use.

From observations of five species of Ctenodactylidae over the last ten years the problem can now be resolved.

In the course of these observations, a study was made of the fur to determine its properties and the need for coat care. The structure of the hairs proved a useful method of identification of remains of gundis in the faeces of predators.

Material and methods

Five species of Ctenodactylidae, representing the four living genera, were used in this study. They were observed in their desert habitats and some of each species were kept in captivity at various times between 1967 and 1977 (George, 1974).

Observations and measurements in captivity were made on 26 *Ctenodactylus vali* (from Algeria), twelve of which were born and reared in captivity; four wild born *C. gundi* (from Tunisia), two adults and two juveniles; eight *Pectinator spekei* (from Ethiopia), two of which were observed from the age of one week to five years; twelve adult *Massoutiera mzabi* (from Algeria) and two juveniles reared from birth; twelve adult *Felovia vae* (from Mali).

There are three microscopic characteristics of hairs that, combined, can often identify the mammal from which they came. These are the cuticle scale pattern, the medulla pattern and the shape of the cross section of the hairs. Tip, shield and base of the hairs tend to be uniformly patterned throughout the rodents (Day, 1966) but the upper shaft bears the characteristic pattern of the animal.

Hairs were taken from the back and cleaned in 70 % methanol. Clean hairs mounted directly on a slide show the medulla pattern. Hair width was measured on these preparations.

Cuticular pattern was studied by making a cast of the hairs in 5 % gelatine. Cuticle patterns have been described and classified by Hausman (1920, 1924), Wildman (1954), Day (1966) and Brunner and Coman (1974) and consequently the same pattern has been given several names. The nomenclature of Brunner and Coman is followed here.

Sections of hairs were made according to the method described by Wildman (1954). A small bundle of hairs was embedded in necoloidine solution and sectioned in a Hardy microtome made by the Wool Industries Laboratories. Mounted in 70 % methanol, the general outline of the hair section can be seen at a magnification x10.

The length of the coat pile was measured with a fine calibrated rod on living animals in which the hair had been gently blown into an upright position. The majority of the hairs,

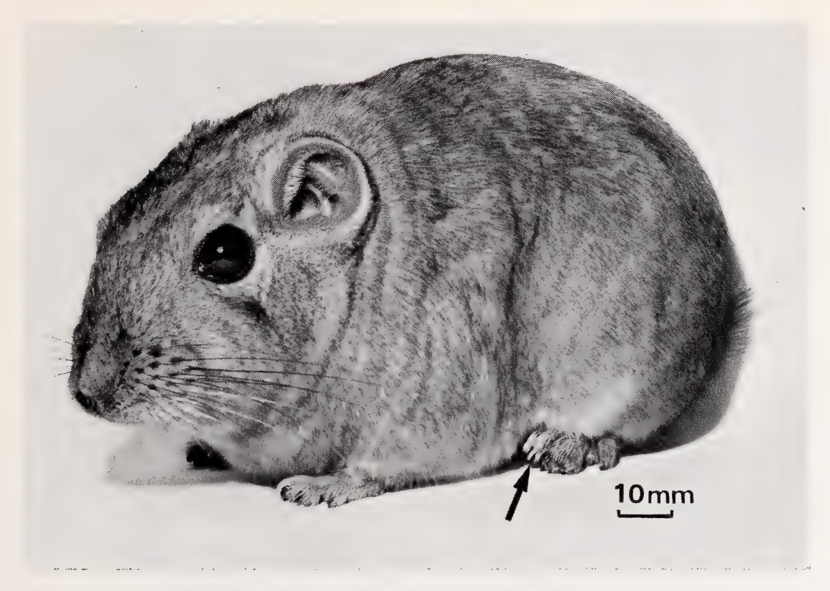


Fig. 1. Ctenodactylus vali showing the combs on the two inner hind toes. The arrow points to the lower combs on the two toes. The upper combs are just visible under the rows of long bristles

like those of many other small rodents, are sharply kinked several times along their length. The measured length of the coat pile is not, therefore, the length of the individual hairs. For each animal, measurements were made of the fur on the back, the flank and the thigh. Five measurements were made and the average used in the final analysis.

Fur density was estimated by pulling a tuft from a near middorsal point lateral to the vertebrae and anterior to the ilium. An area about 2×2 mm was cleared of fur and the bare patch measured with calipers. The patch was photographed and measured again. The hairs of the pulled tuft were counted. Five samples were taken from each species.

Pieces of skin from the back, flank and foot pad were fixed in Bouin's fluid, sectioned at 10 µm and stained with haematoxylin and eosin.

Ctenodactylids have four digits on both fore and hind feet. The combs are conspicuous on the two inner toes, digits 2 and 3, of the hind feet (Fig. 1). The combs and rows of bristles that cover the combs were removed for closer examination.

Direct observations were made of the use of the combs in the wild and in captivity: 8 mm colour film was taken of all five species and was analysed for comb use.

Meteorological data was obtained from the nearest airstrip, plantation or research station and, where appropriate, supplemented from Meteorological Office published data (1967).

Results

Hair structure

Ctenodactylid hair scales have smooth margins, the margins are distant from one another. The pattern conforms to the narrow petal (Fig. 2b).

The medulla is of the commonest rodent type: the rodent base of Mathiak (1938), the compound medulla of Meyer (1952), the multiseriate of Day (1966) and the wide aeriform lattice of Brunner and Coman (1974). In this type of medulla, the cells have shrunk and left big air spaces (Fig. 2a).

In cross section, ctenodactylid hairs are oblong to oval and the medulla is seen to be divided (Fig. 2c). There is no appreciable difference between the species. The combination of hair characteristics provided a good method of identification.

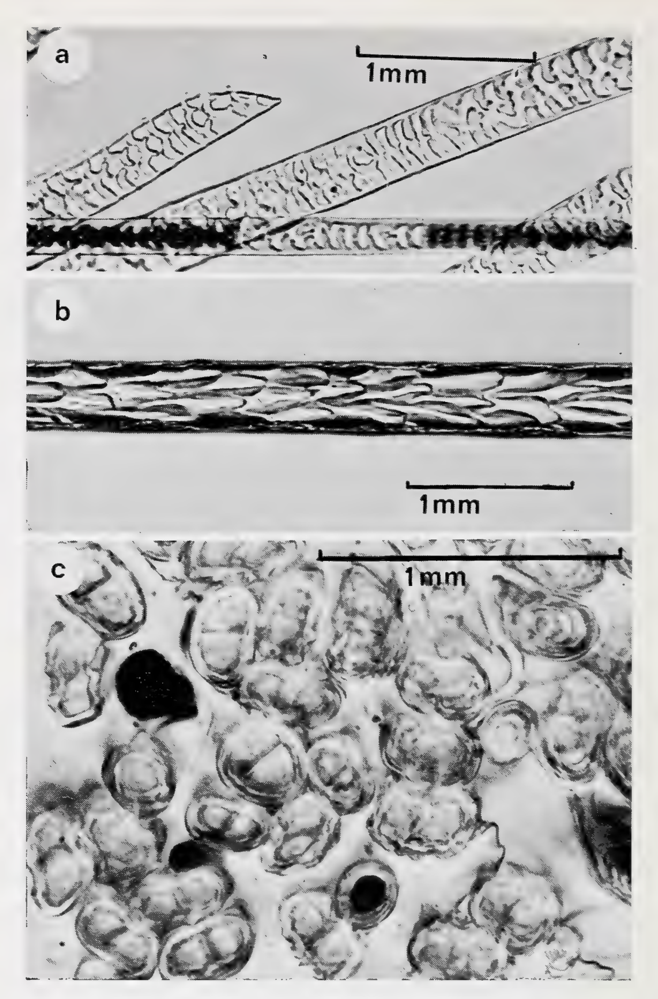


Fig. 2. Hair structure: a = wide aeriform medulla lattice, *Ctenodactylus gundi;* b = petal scales, *Pectinator spekei;* c = oblong-oval transverse section of hairs, *Ctenodactylus vali*

Fur length

The length of the back and flank fur proved to give the most uniform results. The length of the pile varies in the five species and shows a correlation ($r = 0.995$, $P < 0.001$) with the mean annual temperature of the animal's habitat (Table 1).

There was no significant difference in the length of fur of animals caught in March and July in the Sahara nor was there any significant difference in the length of fur after five years in captivity.

Young *Ctenodactylus vali* and *Massoutiera mzabi* have shorter fur than the adults but it is relatively longer if it is compared with the overall length and weight of the animal. Juvenile fur, during the first month of life, is 70–80 % of the length of adult fur at a time when the body weight reaches only 15–20 % of the adult.
The average width of each hair is correlated with fur length (Table 1).

Table 1

Fur characteristics and climate of the habitat

	adult mean weight (g) ± s. e.	mean maximum temp. (°C)	mean minimum temp. (°C)	mean adult hair length (mm) ± s. e.	range of hair widths (mm)	mean angle of kink (°)	mean no. guard hairs per 1,000 hairs ± s. e.	mean density hairs/(cm²) ± s. e.	mean wind speed (km/h)
Ctenodactylus gundi	288.8 ± 8.5 (n = 2)	26	12.2	17 ± 0.3	0.050—0.034	39	3.2 ± 0.4	23,220 ± 443	—
Massoutiera mzabi	182.6 ± 12 (n = 11)	27.9	14.4	16 ± 0.5	0.049—0.025	46	1.2 ± 0.2	26,965 ± 235	13
Ctenodactylus vali	172.8 ± 6.6 (n = 14)	29.4	15.9	14 ± 0.5	0.043—0.020	45	2.5 ± 0.3	17,664 ± 352	10
Felovia vae	185.8 ± 8 (n = 10)	36.5	22.2	6.5 ± 0.5	0.038—0.019	57	2.5 ± 0.2	8,817 ± 316	6
Pectinator spekei	178.2 ± 0.9 (n = 4)	35	23.2	6 ± 0.6	0.034—0.021	33	1.7 ± 0.2	25,586 ± 639	10

Fur density

The hairs in all five species are grouped and each group leaves the skin by a single depression as in jerboas (Ghobrial, 1970), chinchillas (Wilcox, 1950) and camels (Lee and Schmidt-Nielsen, 1962). The number of hairs in a group varies from one to six (Fig. 3). *Pectinator* has more groups of four to six hairs than the other species (Table 2). When four or five hairs come out together in *Pectinator* one hair is often a very short one.

The average density of the fur for the five species is shown in Table 1. There is no correlation between density and mean annual temperature of the habitat but some relationship between wind speed and fur density.

Comb structure

In the type species, *Ctenodactylus gundi,* the lower combs, immediately above the claws, are short and strong and made up of five bristles. On both digit 2 (first toe) and digit 3 (second toe) the bristles are on average 3 mm long. They are laterally compressed, more or less oblong in section, about 0.4 mm at the base and curved to form the 'teeth' of the comb. Above these combs, on each of the two inner digits, are the upper combs. The six bristles are longer and finer than on the lower combs but they are flattened and curved. Above the short strong combs there is a row of nine longer more slender bristles, similar in structure to the bristles on the other hind toes. Above these again is a row of nine, merging into other stiff bristles at the side of the toes.

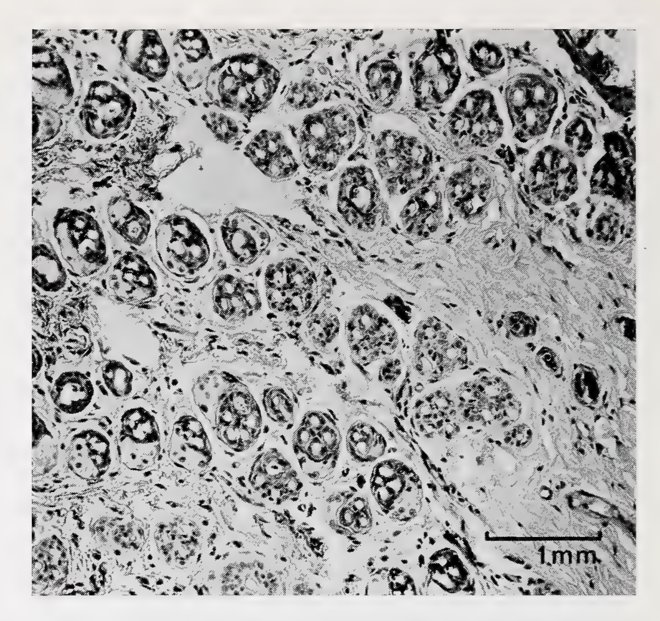


Fig. 3. Section through the skin of *Pectinator spekei* showing the arrangement of the hairs in bundles

Table 2

Number of hairs emerging in a group

(sections made from one adult male and one adult female of each species)

	Number of groups counted				
Number of hairs per group	*Ctenodactylus gundi*	*Felovia vae*	*Massoutiera mzabi*	*Ctenodactylus vali*	*Pectinator spekei*
1	35	24	55	72	50
2	70	100	82	63	60
3	100	100	66	39	50
4	5	4	9	15	64
5	0	0	1	12	18
6	0	0	0	0	2

Finally, another row of nine merges into the fur of the leg. All the bristles are unpigmented (Fig. 4 and 5a).

Ctenodactylus vali, a much smaller animal, has grey combs with shorter thicker bristles (Fig. 5b). The upper rows are unpigmented (Fig. 1).

The combs and bristles of the other three genera are remarkably similar to those of *Ctenodactylus*. The upper combs of *Felovia* are less developed than those of the other species (Fig. 5d).

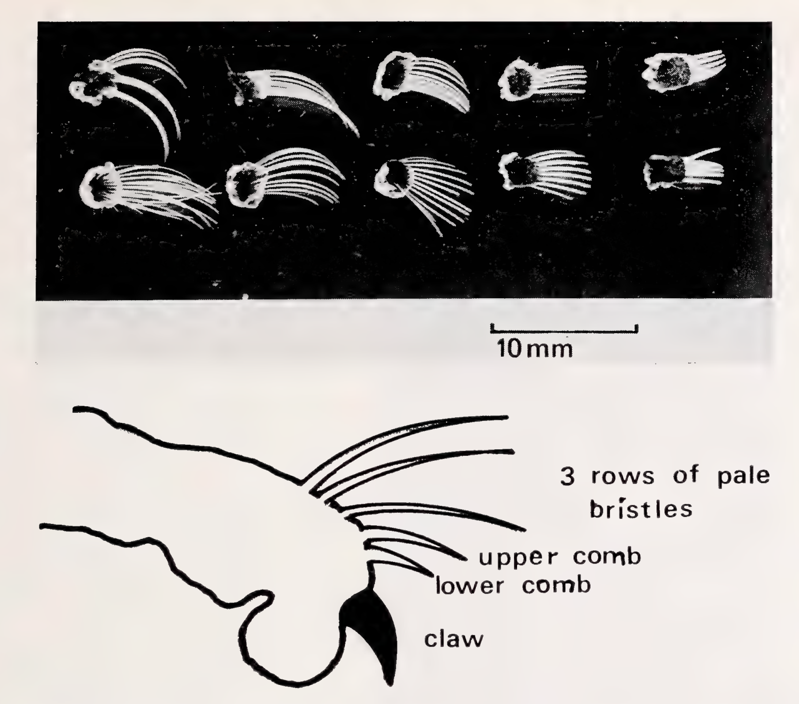


Fig. 4. Above: The combs and toe bristles of the right hind foot of *Ctenodactylus gundi* seen from above. From right to left: lower combs of the two inner digits, upper combs, three rows of long pale bristles. *Below:* Side view of the arrangement on the toe

The upper bristles show some individual variations in both colour and number though there are always between nine and twelve in each row. The majority are unpigmented which makes them a conspicuous feature on the dark toes of *C. vali*, *Pectinator* and *Felovia*.

The only significant difference is found in *Pectinator*. In this species there is an extra row of six short (2.5 mm) stiff bristles below the lower comb on each of the comb digits (Fig. 5e). Thus, *Pectinator* is the only member of the family to have three-tiered combs, a feature described by Peters (1871) but attributed to *Ctenodactylus* by several authors (Pocock, 1922; Grasse and Dekeyser, 1955; Roth, 1956).

Comb use

All ctenodactylids scratch with their hind feet. Scratches can be classified as head, flank, belly and rump scratches.

An average scratch lasts 2.25s ± 0.3. Scratches may be fast or slow: on average, either 20 strokes a second or about 11 strokes a second which is comparable to the fast and slow scratches made by mice.

In scratches of the head and flank, the hind leg is brought forward and the head or flank turned towards the leg while the animal stands on three legs. The sharp claws are turned under and the combs of the inner toes come in contact with the fur. For belly and under-arm scratching the animal sits back and is supported on two legs during a very rapid scratch with the combs.

The rump scratch is characteristic of the ctenodactylids. The animal stands on three legs with its weight forward and the free hind leg scratches the rump of the

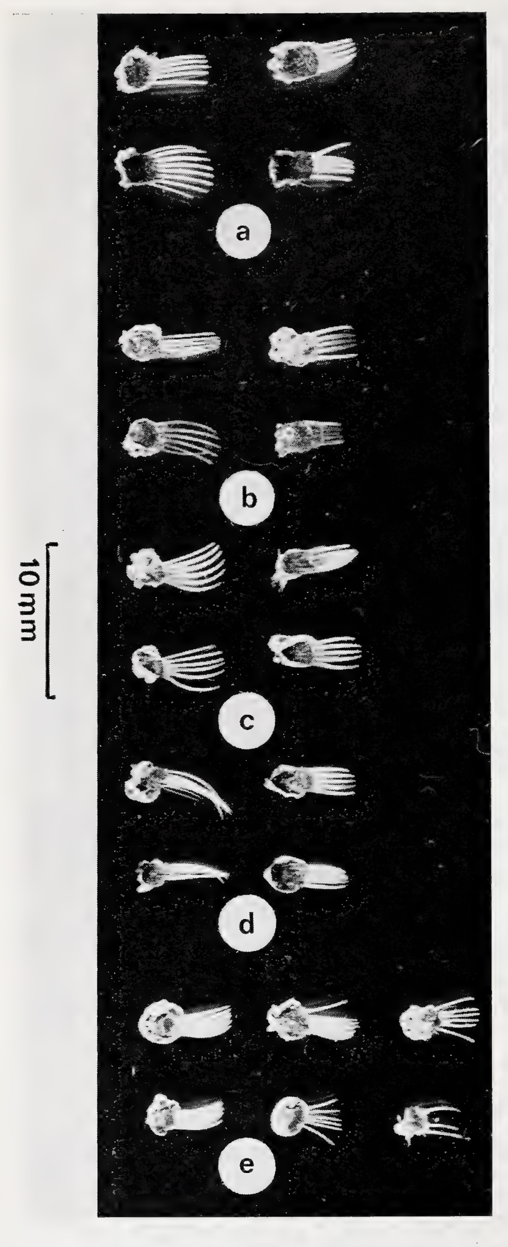


Fig. 5. The combs of the right hind foot of five species of ctenodactylid seen from above. Lower combs on the right, upper combs on the left. a = *Ctenodactylus gundi;* b = *C. vali;* c = *Massoutiera mzabi;* d = *Felovia vae;* e = *Pectinator spekei*

opposite side. The scratching leg extends backwards and towards the centre line which brings the top of the foot, with the combs, in contact with the fur (Fig. 6b and 6c). The scratch can be considered as a three stroke movement though it is, in practice, continuous. There is an up stroke of the leg, a down stroke and a retraction stroke. Sometimes the retraction stroke is omitted. In rapid scratching each stroke can occur about eight times a second and the whole movement gives the impression of a rapid circling scratch. At all times, the position of the foot brings only the combs in contact with the coat.

From observations of animals in the wild, the average number of rump scratches is about six an hour.

Discussion

Long dense fur makes an ideal insulation for cold nights and hot windy days in the desert. The correlation between the length of the fur and the mean annual temperature of the habitat (Table 1) seems to support this.

According to Scholander (1955) the length of fur of a small mammal can rarely exceed 30% of the radius of the animal. Above that figure the fur gets in the way of movement and soon becomes too heavy. Rough calculations of the radius of several living ctenodactylids were made. When the three northern species tuck in their extremities in the cold they approach a sphere in shape. *Pectinator* and *Felovia,* although of the same average weight as *C. vali* and *Massoutiera,* are longer lanker animals and the calculations of their radii are less realistic. Table 3 shows the calculated maximum length of fur for body radius and the actual length. The two figures are reasonably close for the three northern species. It can be presumed, therefore, that the northern ctenodactylids are carying about the maximum fur length for their size.

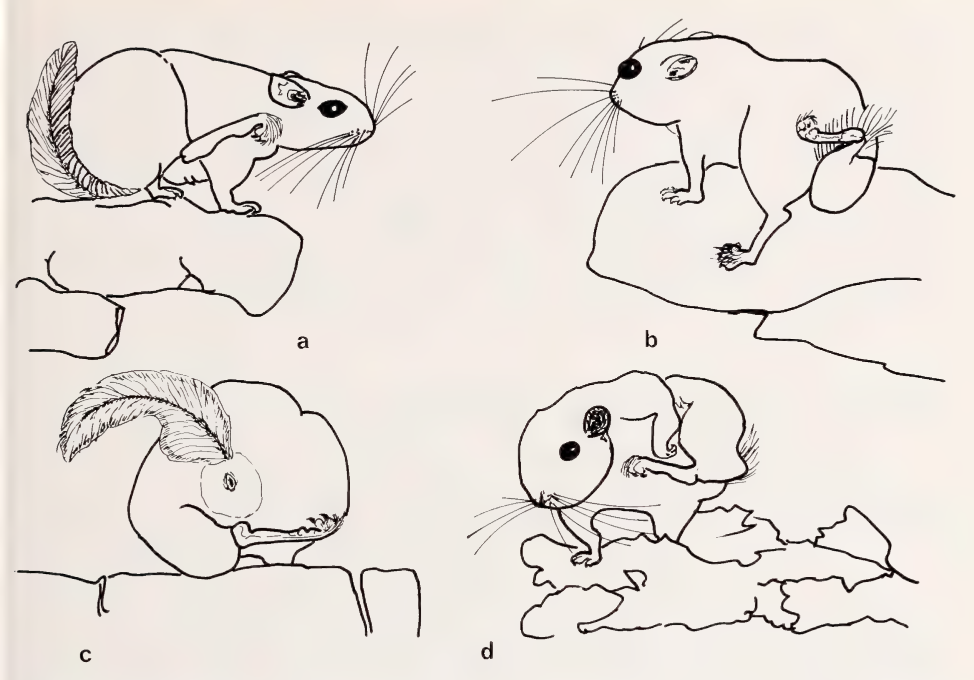


Fig. 6. Ctenodactylids scratching with their toe combs. Drawn from film strips. a = head scratch, *Pectinator spekei;* b = rump scratch, up-stroke, *Felovia vae;* c = rump scratch down-stroke, *Pectinator spekei; d* = under arm scratch, *Massoutiera mzabi*

For mammals weighing between 200 and 300 g the critical air temperature, below which the basal metabolism of the animal must increase to maintain body temperature, varies from about 23° C to 21° C according to the formula $T_B - T_C = 4W^{0.25}$ (Scholander et al., 1950; Bartholomew, 1968). Ctenodactylids have a body temperature of 37.4° C and the critical temperature gradient would be about –14° C. Below the lower critical temperature, Scholander et al. (1950) found critical temperature gradients to range between –13° C and –20° C for mammals of gundi size. The lower gradient was typical of tropical mammals.

Table 3

Fur length in relation to estimated radius of the animal

	radius of animal (mm)	estimated maximum fur length (mm) (0.3r)	measured fur length (mm)
Ctenodactylus gundi	50	15	17
Massoutiera mzabi	45	13.5	16
Cteno-dactylus vali	43	12.9	14
Felovia vae	45	13.5	6.5
Pectinator spekei	42	12.6	6

Pectinator and *Felovia* are unlikely to meet temperatures below 23° in the day-time on more than a few days a year whereas the three northern species may have to live through three winter months when the maximum daytime temperature is below 23° C. When the temperature is very low and there is no sunshine, gundis

may not emerge from their rock shelters for a day or two but, as they do not store food either in the form of fat in their bodies or in their shelters, they are forced out eventually to forage. However, in adverse conditions, they emerge only in the warmest part of the day. The lowest temperatures they are likely to encounter under these circumstances are 11° C and this must be exceptional. Assuming that they do have to meet midday temperatures near the mean minimum for the habitat, it is calculated that the length of fur provides almost exactly the right amount of insulation to maintain body temperature without increasing the basal metabolism (Table 4). Clearly, then, there will be very few occasions in the life of a ctenodactylid when the basal metabolism will not meet the temperature needs of the animal.

Table 4

Temperature gradients calculated for fur thickness and mean minimum temperature of the habitats in the North Sahara

Ctenodactylid body temperature (T_B) is 37.4° C

	lower critical body temperature T_C $T_B - T_C = 4W^{0 \cdot 25}$	fur length f (mm)	mean minimum temperature Ts (°C)	winter gradients encountered $\frac{T_B - T_S}{f}$
Ctenodactylus gundi	20.9	17	12.2	—14.8
Massoutiera mzabi	22.5	16	14.4	—14.3
Ctenodactylus vali	22.9	14	15.9	—15.3

The oval to oblong cross section of the individual hairs, the kinked form of the majority of hairs and the complex medulla pattern also provides for good air retention and insulation. The petal pattern of the hair scales provides a strengthening for the very fine hairs, permitting high density long fur. Even *Felovia* fur is twice as dense as that of a European rabbit (Tregear, 1965).

Tregear showed that insulation in winds depends only on the density of the fur. The conductivity of very dense fur is unaffected by wind as the air between the hairs remains undisturbed except at the surface. The average wind speeds for the habitats are shown in Table 1 for four species. No data is available on wind speed for the Tunisian habitat of *Ctenodactylus gundi* but it is likely to be close to that of the *Massoutiera* habitat. Although the mean annual wind speed is not high for any of the localities, it is significantly lower for *Felovia* which may account for its significantly less dense fur. The other three species encounter periods of high winds which may last for three or four consecutive days in several months of the year. The wind rarely exceeds 17 km/h in the *Felovia* habitat.

Ctenodactylid fur seems to be less important as an insulation against excess heat. Gundis avoid rises in body temperature by their behaviour and by sweating. They are rarely active or exposed at temperatures above 35° C. The temperature of their rock shelters is usually well below this. The majority of ctenodactylids are sand-coloured but this is camouflage rather than for its heat reflective properties. Several colonies of *Pectinator* are dark grey and live among dark grey lava rocks.

During an inadvertent experiment with several captive colonies of *C. vali* and *M. mzabi*, the ambient temperature reached 42 °C for eight hours. The species with the shorter hair, *C. vali*, was the one that survived.

However, the long dense fur obviously provides protection against ultra-violet light penetration (LEE, 1972) and it may be significant that *Felovia* with a short, relatively sparse coat, is the only species with a pigmented body skin.

It is concluded that the fur provides a good insulating material for these diurnal desert rodents and length and density have been selected by the prevailing climatic conditions in the different habitats.

In order to provide this insulation, the fur must remain intact, dry, clean and unmatted. There is little protection from guard hairs (Table 1). The limited amount of rain they encounter would seem to obviate the need for guard hairs of the density of a European rabbit (5 %).

It might be expected that, as coat care is so obviously important to maintain insulation, the special combs on the hind toes would be used for "cleaning and arranging the long loose fur" (ROSEVEAR, 1969). But this is only partially true.

Gundis keep their fur in good condition in the same way as many rodents that have no combs on their toes. The fur must be kept dry but this is not a problem in a desert climate. The most important coat care activity is rolling in fine sand. Gundis kept warm and dry on sawdust or on coarse silver sand are not able to maintain their coats in good condition. The hairs become matted.

The head is cleaned by stroking with two front legs together and the long vibrissae and nose are cleaned by wiping with one front foot, sometimes passing the vibrissae between the digits.

Why, therefore, have toe combs?

The answer is a negative one. Gundi feet are armed with strong sharp claws that grip irregularities on the rocks as they climb. Gundi fur comes out easily and forms a useful defence for animals that have few projections to leave behind in the mouth of a predator. Like any other rodent, gundis scratch to remove parasites and other foreign bodies from the coat.

Scratching easily detatched fur with sharp claws is impractical, causing bare patches and destroying the important insulating qualities of the coat. Normal scratching is, therefore, effected by the combs with the claws turned under. The use of the dorsal toe combs gives the characteristic gundi rump scratch and extends scratching to all areas of the body.

Ctenodactylid toe combs are for scratching without making bare patches. They are not for grooming or "brushing away sand when digging burrows" (BURTON, 1962). They do not dig burrows and they brush away sand with their front feet.

It is significant that the chinchillids, *Ctenomys* and *Petromus*, the only other rodents reported to have toe combs, have very soft fur. It may also be significant that all have at one time or another been classified as hystricomorph rodents.

Zusammenfassung

Zehenkämme, Fell und Fellpflege in Beziehung zum Lebensraum bei Ctenodactylidae (Rodentia)

Beschrieben werden Fell und Zehenkämme von fünf Gundi-Arten (Ctenodactylidae).

Die Felldicke der Arten ist mit der mittleren Minimaltemperatur in ihrer Heimat eng negativ korreliert. Das legt die Annahme nahe, daß in der Sahara die Wärmeisolation durch das Fell im Winter eine wichtige Rolle spielt.

Die Struktur einzelner Haare (Cuticula, Mark, Querschnitte) wird beschrieben. Die Merkmale dürften die Unterscheidung von Haaren anderer Säugetiere ermöglichen.

Die für die Familie charakteristischen Zehenkämme aus Borsten an den beiden Innen-

zehen der Hinterfüße kommen in ähnlicher Ausprägung bei allen fünf Arten vor. Ihre Funktion bei der Fellpflege wird beschrieben. Offensichtlich sind die im Zusammenhang mit dem Felsklettern verlängerten, sehr spitzen Krallen hierzu ungeeignet und wurden daher durch die Borstenkämme in der Fellpflege ersetzt.

Literature

Bartholomew, G. A. (1968): Body temperature and energy metabolism. In: Animal Function: Principles and Adaptations. Ed. by M. S. Gordon; G. A. Bartholomew; A. D. Grinnell; C. B. Jorgensen; F. N. White. New York: Macmillan Company pp. 290—354.

Blyth, E. (1855): Report on a zoological collection from the Somali country. J. Asiatic Soc. Bengal **24**, 291—306.

Brunner, H.; Coman, A. J. (1974): The Identification of Mammalian Hair. Melbourne: Inkata Press. pp. 1—176.

Burton, M. (1962): Systematic Dictionary of Mammals of the World. London: Museum Press. pp. 1—307.

Day, M. G. (1966): Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. J. Zool. (Lond.) **148**, 201—217.

George, W. (1974): Notes on the ecology of gundis (F. Ctenodactylidae). In: The Biology of Hystricomorph Rodents. Ed. by I. W. Rowlands; B. J. Weir. London: Academic Press. pp. 143—160.

Ghobrial, L. I. (1970): A comparative study of the integument of the camel, Dorcas gazelle and jerboa in relation to desert life. J. Zool. (Lond.) **160**, 509—521.

Grassé, P.-P.; Dekeyser, P. L. (1955): Ordre des rongeurs. In: Traité de Zoologie. Paris: Masson. 17, 1542.

Gray, J. E. (1830): Spicilegia Zoologica **1**, 1—12. London: Treuttel, Würtz.

Hausman, L. A. (1920): Structural characteristics of the hair of mammals. Am. Nat. **54**, 496—523.

— (1924): Further studies of the relationships of the structural characters of mammalian hair. Am. Nat. **58**, 544—557.

Lataste, F. (1881): Sur un rongeur nouveau du Sahara algérien *(Ctenodactylus mzabi* n. sp.). Bull. Soc. Zool. France **6**, 214—225.

— (1885): Novi subgeneris et novae speciei Rodentium E. genera *Massoutiera.* Le Naturaliste **3**, 287.

Lee, D. G.; Schmidt-Nieslen, K. (1962): The skin, sweat glands and hair follicles of the camel *(Camelus dromedarius).* Anat. Rec. **143**, 71—77.

Lee, D. H. K. (1972): Large mammals in the desert. In: Physiological Adaptations: Desert and Mountain. Ed. by M. K. Yousef; S. M. Horvath; R. W. Bullard. New York: Academic Press pp. 109—125.

Mathiak, H. A. (1938): A key to the hairs of the mammals of southern Michigan. J. Wildl. Mgmt. **2**, 251—268.

Mayer, W. V. (1952): The hairs of Californian mammals with keys to the dorsal guard hairs of Californian mammals. Am. Midl. Nat. **48**, 480—512.

Meteorological Office (1967): Tables of temperature, relative humidity and precipitation for the world. Part 4, Africa, the Atlantic Ocean south of 35° N and the Indian Ocean. pp. 1—208. London: H. M. S. O.

Packard, R. L. (1967): Octodontoid, Bathyergoid and Ctenodactyloid rodents. In: Recent Mammals of the World. Ed. by S. Anderson; J. K. Jones; New York: Ronald Press. pp. 273—290.

Peters, W. (1871): Contributions to the knowledge of *Pectinator,* a genus of rodent Mammalia from north-eastern Africa. Trans. zool. Soc. (Lond.) **7**, 397—409.

Pocock, R. I. (1922): On the external characters of some hystricomorph rodents. Proc. zool. Soc. (Lond.) 365—427.

Rosevear, D. R. (1969): The Rodents of West Africa. London: British Museum (Natural History) pp. 566—576.

Roth, H. (1956): Beobachtungen am Gundi *Ctenodactylus gundi.* Säugetierk. Mitt. **4**, 120—123.

Scholander, P. F. (1955): Evolution of climatic adaptation in homeotherms. Evolution **9**, 15—26.

Scholander, P. F.; Hock, R.; Walthers, V.; Johnson, F.; Irving, L. (1950): Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. **99**, 237—258.

Tregear, R. T. (1965): Hair density, wind speed and heat loss in mammals. J. appl. Physiol. **20**, 796—801.

Wilcox, H. H. (1950): Histology of the skin and hair of the adult chinchilla. Anat. Rec. **108**, 385—395.

WILDMAN, A. B. (1954): The Microscopy of Animal Textile Fibres. Leeds: Wool Industries Research Ass. pp. 1—209.
ZITTEL, K. A. VON (1893): Handbuch der Paleontologie Abt. 1 Palaeozoologie. Bd. 4: Vertebrata (Mammalia). Munich: Oldenbourg. pp. 1—799.

Author's address: Dr. WILMA GEORGE, Department of Zoology, Oxford University, Oxford OXI 3PS, U. K.

Beobachtungen zur Tagesperiodik von Wild- und Hauskaninchen

Von R. KRAFT

Aus dem Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen-Nürnberg
Vorstand: Prof. Dr. Rolf Siewing

Eingang des Ms. 17. 10. 1977

Abstract

Observations on the 24-hours-rhythm of wild and domestic rabbits

Studied the differences in circadian rhythm of activity and feeding between wild and domestic rabbits.

Six 24-hours-observations were carried out in 2 wild and 4 domestic rabbits kept in open-air fences.

During 24 hours wild rabbits show a periodical turn between one phase of total rest and another phase of nearly uninterupted activity. Domestic rabbits, on the contrary, show a rapid change of short restings and active phases. During the hours of daylight domestic rabbits always show more or less activity, whereas, on the whole, wild rabbits are only active at night. Among representatives of the domesticated form there are remarkable individual differences in the rate of nocturnal to diurnal activity. Wild rabbits stay in their warrens during their diurnal resting phase. Domestic rabbits spend their short periods of resting overground. Likewise the circadian rhythm of feeding has undergone changes by domestication. Wild rabbits only feed at night and during the adjoining hours, with a maximum of feeding in the morning and another one in the evening. Domestic rabbits show no similar rhythm of feeding, and again remarkable individual differences are to be found.

The ascertained changes are possibly due to the absence of natural selection in domestication.

Einleitung

Unsere Kenntnisse über tagesperiodische Prozesse beruhen zu einem großen Teil auf Untersuchungen, die an Haus- oder Labortieren vorgenommen wurden. HERRE und RÖHRS (1973) weisen jedoch darauf hin, daß circadiane und jahreszeitliche Rhythmen und deren Abhängigkeit von Zeitgebern bei Haustieren im Vergleich zur Wildform

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 155—166

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

verändert sein können. So ermittelte ZIMEN (1971), daß die circadiane Aktivitätsrhythmik bei Pudeln sehr viel weniger ausgeprägt ist als bei Wölfen. Im Gegensatz zu Wölfen zeigen Pudel kein ausgesprochenes Aktivitätsmaximum am Morgen oder Abend. Auch bei Hausschweinen ist das Aktivitätsmaximum am Abend weniger deutlich ausgeprägt als bei Wildschweinen (HÖRNICKE 1970, zitiert nach HERRE und RÖHRS 1973). Unterschiede im Tagesablauf von Wild- und Hauskaninchen fanden STODART und MYERS (1964): Wildkaninchen sind nachtaktiv und fressen nur in den Nachtstunden, bei Hauskaninchen ist ein großer Teil der Aktivität und Nahrungsaufnahme auf die Lichtstunden verlagert.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, ein genaueres Bild über das Grundmuster der Tagesperiodik bei Wildkaninchen und seine Veränderung im Hausstand zu erhalten. Daneben sollte die Verteilung von Aktivität und Nahrungsaufnahme auf die Licht- bzw. Dunkelstunden quantitativ erfaßt werden.

Material und Methode

Neben der Wildform, dem Europäischen Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.) wurden zwei Hauskaninchenrassen untersucht: Holländerkaninchen (Standard-Körpergewicht 2250 g) und Hermelinkaninchen (Standardgewicht 1100 g). Wild-, Holländer- und Hermelinkaninchen waren getrennt in Freigehegen untergebracht mit einer Größe von 49,3 m^2 für die Wildkaninchen, 21,8 m^2 für die Holländer- und 17,0 m^2 für die Hermelinkaninchen. In jedem Gehege befanden sich durchschnittlich 4,6 adulte Tiere und eine wechselnde Anzahl von Jungtieren. Die Aktivitätsbeobachtungen wurden jeweils nur an einzelnen Mitgliedern der Gruppen durchgeführt. Da die Aktivität rangniedrigerer Tiere von den Ranghöchsten beeinflußt wird (KRAFT 1976), wurden für die Beobachtungen die ranghöchsten Mitglieder jeder Gruppe ausgewählt.

Die untersuchten Wild- und Holländerkaninchen waren im Freigehege geboren und aufgewachsen. Die Hermelinkaninchen waren in Käfigen aufgewachsen, befanden sich zum Zeitpunkt der Beobachtungen jedoch seit mehreren Monaten im Freigehege. Alle untersuchten Tiere waren älter als ein Jahr.

Es wurden sechs 24-h-Beobachtungen durchgeführt und folgende Funktionszustände registriert:

— Aktivität (Gesamtaktivität einschließlich Nahrungsaufnahme). Als Aktivität wurde jeder Zustand des Beobachtungstieres außer entspannter Ruhe und Schlaf verzeichnet.
— Nahrungsaufnahme, d. h. die Zeit, die das Tier mit dem Aufnehmen und Zerkauen von Nahrung verbrachte.
— Ruhe bzw. Schlaf außerhalb der Baue.
— Aufenthalt in den unterirdischen Bauen.

Während jeder 24-h-Beobachtung beobachtete ich jeweils zwei Tiere einer Gruppe gleichzeitig. Die Registrierung der genannten Funktionszustände erfolgte mit Fartenschreibern (Tachographen), wobei jedem Funktionszustand ein bestimmter Zeigerausschlag zugeordnet wurde. Die Länge der einzelnen Phasen kann auf einer eingelegten Diagrammscheibe bis auf etwa 30 Sekunden Genauigkeit abgelesen werden.

Mit den Beobachtungen wurde jeweils kurz nach Sonnenaufgang begonnen. Alle Beobachtungstage waren sonnig und niederschlagsfrei. Während der Dunkelstunden wurden die Gehege mit zwei bzw. drei 15-W-Glühbirnen, die von einer 12-V-Autobatterie gespeist wurden, beleuchtet. Bei dieser Beleuchtung wurden am Gehegeboden Helligkeitswerte von 15—1500 Lux gemessen. Die Helligkeitsdifferenzen zwischen Tag- und Nachtstunden ist nach RIETVELD und TORDOIR (1965) somit noch groß genug, um von natürlichem Beleuchtungswechsel sprechen zu können.

Futter und Wasser stand den Tieren ad libidum zur Verfügung, und zwar nicht nur während der 24-h-Beobachtungen, sondern das ganze Jahr über, so daß eine Zeitgeberfunktion durch bestimmte Fütterungszeiten auszuschließen ist (MEYER-LOHMANN 1955; DIETZEL 1972). Neben Trockenfutterpellets wurde den Tieren Heu oder Gras als Nahrung geboten, das 12 Stunden vor Beginn jeder 24-h-Beobachtung auf dem Gehegeboden in ausreichender Menge ausgebreitet wurde.

Insgesamt wurden sechs 24-h-Beobachtungen durchgeführt entsprechend den Datumsangaben über den Aktogrammen, je zwei an Wild-, Holländer- und Hermelinkaninchen. Da immer zwei Tiere gleichzeitig beobachtet wurden, liegen somit die Aktogramme von je vier Wild-, Holländer- und Hermelinkaninchen vor.

Ergebnisse

Tagesperiodik der Aktivität (Gesamtaktivität einschließlich Nahrungsaufnahme)

a. Aktivität in min/20 min

Bei Wildkaninchen (Abb. 1) tritt innerhalb 24 h ein regelmäßiger Wechsel von Aktivität und Ruhe auf. Auf eine Periode hoher Aktivität in der Nacht und den angrenzenden Stunden folgt eine Periode am Tag, in der die Tiere mehrere Stunden nicht aktiv sind. Während dieser Zeit halten sie sich in den unterirdischen Bauen auf. Zu Beginn und am Ende der aktiven Periode sowie am späten Vormittag tritt Aktivität in Form von Aktivitätsschüben auf.

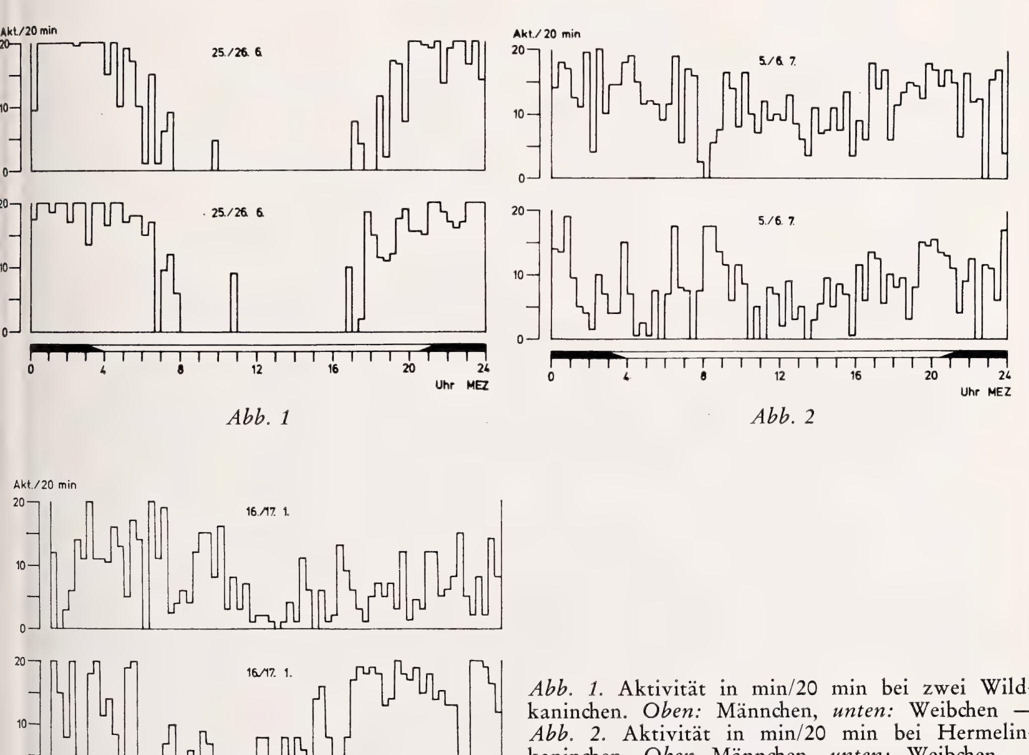


Abb. 1

Abb. 2

Abb. 3

Abb. 1. Aktivität in min/20 min bei zwei Wildkaninchen. *Oben:* Männchen, *unten:* Weibchen — *Abb. 2.* Aktivität in min/20 min bei Hermelinkaninchen. *Oben* Männchen, *unten:* Weibchen — *Abb. 3.* Aktivität in min/20 min bei Holländerkaninchen. *Oben:* Männchen, *unten:* Weibchen

Bei Hermelin- und Holländerkaninchen (Abb. 2 und 3) ist ein periodischer Wechsel von Ruhe und Aktivität nicht erkennbar. Aktivität tritt bei ihnen während des gesamten Tagesablaufes in Form von — mehr oder weniger deutlich hervortretenden — Schüben auf. Das bedeutet, daß Hermelin- und Holländerkaninchen zu keiner Tageszeit länger als 10 bis 20 min ununterbrochen aktiv sind, andererseits dauern bei ihnen die Ruheperioden selten länger als 20 bis 30 min.

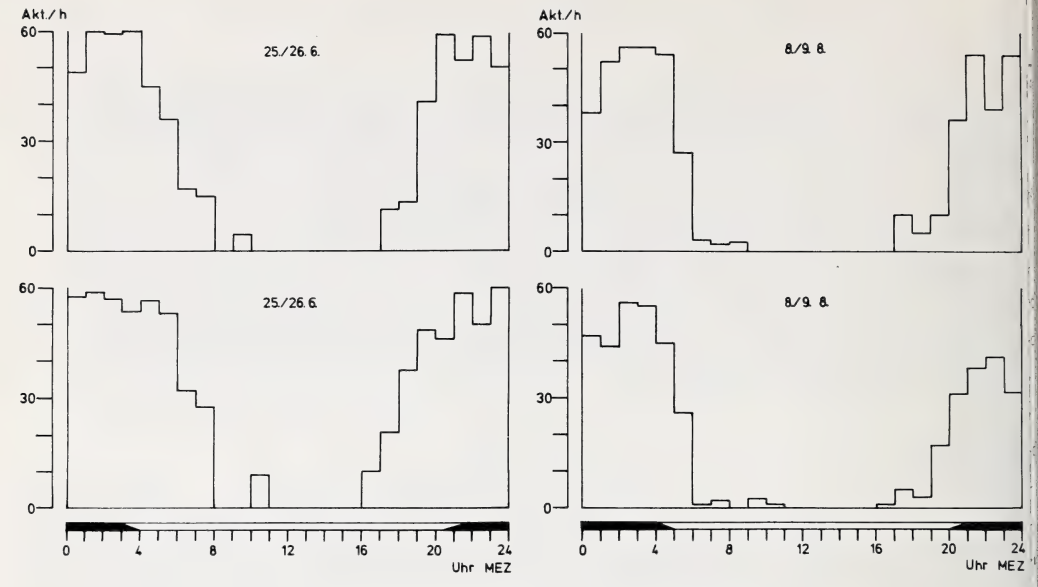


Abb. 4. Aktivität in min/60 min bei Wildkaninchen

b. Aktivität in min/60 min

Das Grundmuster der Aktivität ist – insbesondere bei den Hauskaninchen – deutlicher bei Verwendung des 60-min-Zeitrasters zu erkennen. Neben den bereits besprochenen Aktogrammen sind je zwei weitere für Wild-, Holländer- und Hermelinkaninchen abgebildet.

Bei Wildkaninchen (Abb. 4) ist wiederum der periodische Wechsel von hoher Aktivität während der Nacht und nahezu vollkommener Ruhe am Tag deutlich.

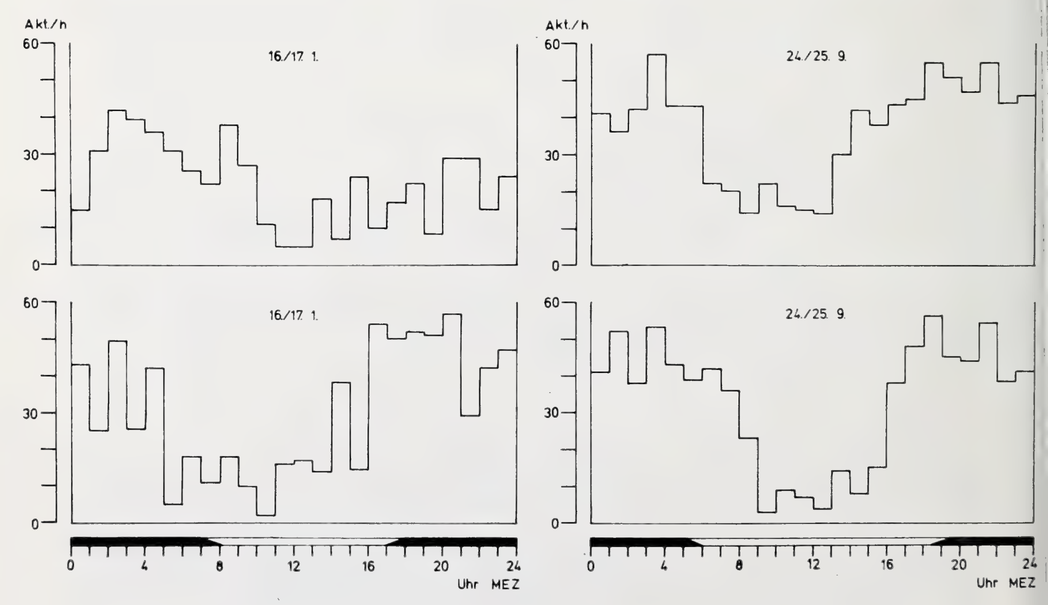


Abb. 5. Aktivität in min/60 min bei Hermelinkaninchen

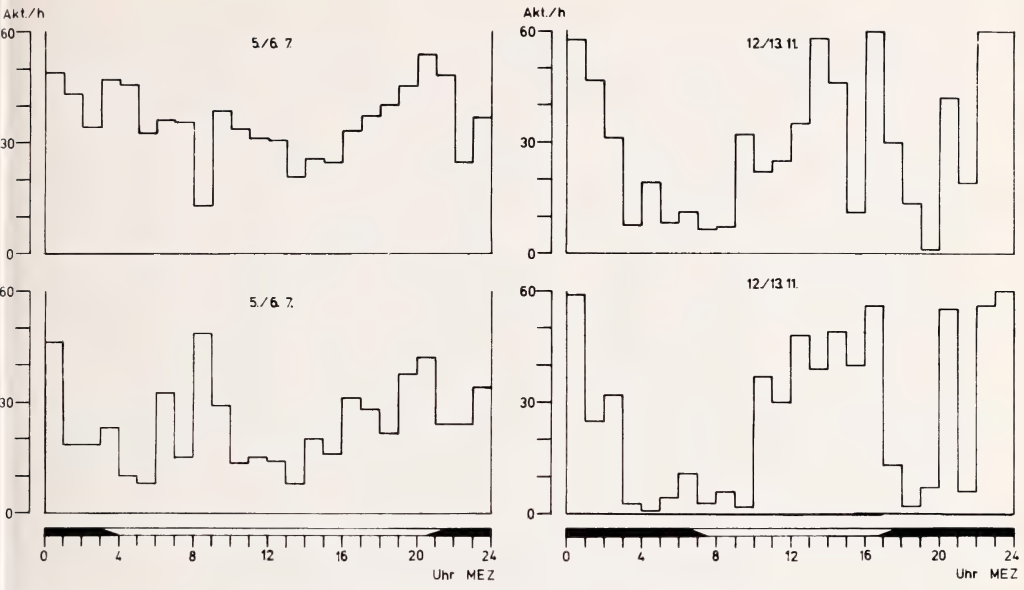


Abb. 6. Aktivität in min/60 min bei Holländerkaninchen

Bei drei der vier abgebildeten Aktogramme ist am Ende der aktiven Periode ein Maximum zu erkennen, das Grundmuster der Aktivität entspricht somit einem Alternans (ASCHOFF 1957).

Auch bei Hermelinkaninchen (Abb. 5) ist eine 24-h-Periodik der Aktivität erkennbar, am deutlichsten an den Beobachtungstagen 24./25. 9. Der Wechsel von Aktivität und Ruhe ist jedoch nicht so absolut wie bei Wildkaninchen. So tritt am Tag zu keinem Zeitpunkt längere Ruhe auf. Dennoch ist die Aktivität während der Dunkelstunden deutlich höher als am Tag.

Bei den Holländern (Abb. 6) ist eine in ähnlicher Weise ausgeprägte Aktivitätsperiodik nicht deutlich. Am 5./6. 7. sind keine Perioden gesteigerter oder verminderter Aktivität erkennbar. Dagegen treten in den Aktogrammen vom 12./13. 11. besonders hohe Aktivitätswerte in den Tagstunden auf, während in den davorliegenden Nacht- und Morgenstunden eine lange Periode verminderter Aktivität liegt.

c. *Vergleich der Aktogramme*

Einen quantitativen Vergleich der Aktogramme ermöglicht das Verhältnis von Nacht- und Tagaktivität, wie es in Tab. 1 gebildet wurde.

Bei Wild- und Hermelinkaninchen sind dabei die Durchschnittswerte aus den vier Aktogrammen angegeben, die Aktogramme der Holländerkaninchen wurden wegen der großen Unterschiedlichkeit nach beiden Beobachtungstagen getrennt behandelt.

Insgesamt sind die Hauskaninchen längere Zeit des Tages aktiv als die Wildkaninchen. Bei den Hermelinkaninchen fällt ein größerer Anteil der Gesamtaktivität auf die Lichtstunden als bei Wildkaninchen, deshalb ist das Verhältnis $^{A}d/A_{l}$ mit 2,14 signifikant kleiner als bei diesen, wo es 2,72 beträgt.

Bei den Holländern traten am 5./6. 7. keine längeren Perioden gesteigerter Aktivität auf. Da zu dieser Jahreszeit die Lichtperiode etwa doppelt so lang war wie die Dunkelperiode, fällt ein verhältnismäßig großer Anteil der Gesamtaktivität,

Tabelle 1

Dauer der Aktivität in min

Akt/24 h = Gesamte Aktivität in 24 h; A_d = Aktivität während der Dunkelstunden (= von Beginn der Abenddämmerung bis Ende der Morgendämmerung); A_l = Aktivität während der Lichtstunden (= übrige Zeit)

	Akt./24 h [min]	A_d [min]	A_l [min]	A_d/A_l
Wildkan.	576	421	155	2,72
Hermelin	734	500	234	2,14
Holländer 5./6. 7.	725	229	496	0,46
Holländer 12./13. 11.	676,5	373	303,5	1,23

nämlich 496 von insgesamt 725 min, auf die Lichtstunden. Das Verhältnis A_d/A_l beträgt somit nur noch 0.46. Das bedeutet, daß mehr als 2/3 der Gesamtaktivität auf die Lichtperiode fallen. Im Vergleich zu den Wildkaninchen ist eine Inversion der Aktivitätsrhythmik zu verzeichnen.

In den Aktogrammen vom 12./13. 11. ist die Aktivität noch deutlicher auf die Lichtstunden konzentriert. Da zu diesem Termin die Lichtperiode jedoch kürzer ist als die Dunkelperiode, fällt statistisch dennoch ein etwas größerer Anteil der Gesamtaktivität auf die Dunkelstunden, so daß das Verhältnis A_d/A_l trotz der hohen Aktivitätswerte am Tag größer als 1 ist. Es ist mit 1,23 jedoch immer noch beträchtlich kleiner als bei Wild- und Hermelinkaninchen.

Bauaufenthalt und Ruhen außerhalb der Baue

Wildkaninchen halten sich am Tage lange Zeit in den selbstgegrabenen unterirdischen Bauen auf (Abb. 7). Sie suchen die Baue etwa 1 bis 2 Stunden nach Ende der Morgendämmerung auf und verlassen sie — von kurzen Unterbrechungen abgesehen — erst wieder 1 bis 2 Stunden vor der Abenddämmerung.

Während des Bauaufenthaltes entziehen sich die Tiere zwar der Beobachtung, es ist jedoch anzunehmen, daß sie in den Bauen fast ausschließlich ruhen oder

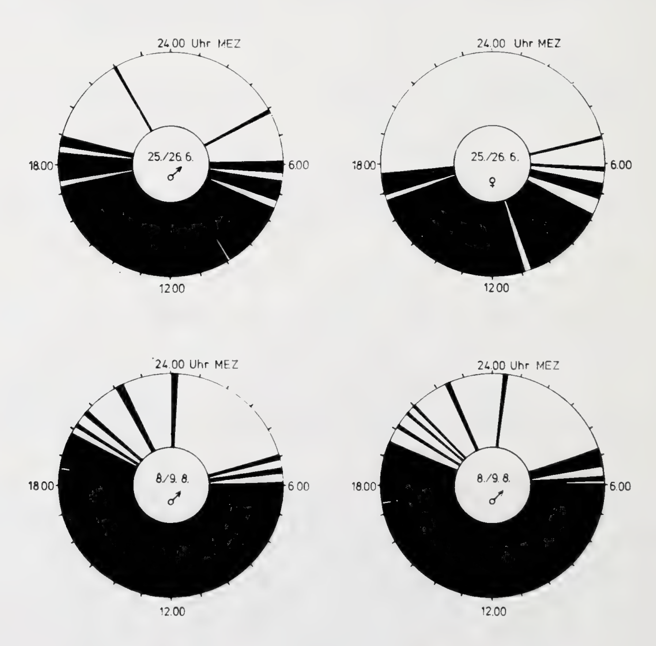


Abb. 7. Bauaufenthalt (schwarze Ausmalung) bei Wildkaninchen

schlafen. Dafür spricht folgende Beobachtung: Unmittelbar nach dem Verlassen der Baue am Nachmittag oder Abend zeigen die Tiere regelmäßig verschiedene Komfortbewegungen, vor allem Streckbewegungen und Gähnen, wie sie auch bei Hauskaninchen nach Ruheperioden (die diese jedoch stets außerhalb der Baue verbringen) zu beobachten sind.

Die einzige Verhaltensweise, die regelmäßig in den Bauen stattfindet, ist nach Beobachtungen von LOCKLEY (1964) das Fressen des Weichkotes, der während der Lichtstunden gebildet und von den Tieren sofort aufgenommen wird.

In der Nacht suchen die Tiere die Baue nicht oder nur kurzzeitig auf. Während dieser Zeit sind sie nahezu ununterbrochen aktiv und lassen sich nur selten und jeweils nur für wenige Minuten zum Ruhen außerhalb der Baue nieder.

Holländer- und Hermelinkaninchen gehen zum Ruhen nicht in die Baue. In der Zeit, in der sie nicht aktiv sind, ruhen sie stets außerhalb der Baue.

Die Baue, die die Hauskaninchen im Gehege anlegten, erreichten zwar nicht die Länge und das Ausmaß wie das Gangsystem der Wildkaninchen, sie hätten jedoch ausgereicht, um den Tieren Unterschlupf zu bieten. Dennoch liegen Hauskaninchen während der kurzen Ruheperioden stets an der Oberfläche des Geheges. Daß oberirdische Unterschlüpfe wie Vertiefungen im Boden u. ä. als Ruheplätze bevorzugt werden, wie STODART und MYERS (1964) berichten, kann nicht bestätigt werden. Die Tiere ruhen im Gegenteil auffallend oft an besonders exponierten Stellen, vor allem den ca. $^{1}/_{2}$ m hohen Überdachungen der Futterplätze.

Schlaf

Wildkaninchen sah ich niemals schlafen. Während der kurzen Ruheperioden außerhalb der Baue machen die Tiere stets einen wachen Eindruck, die Augen werden nicht geschlossen, der Kopf sinkt nie nach hinten oder unten, wie es bei schlafenden Hauskaninchen zu beobachten ist.

Auch außerhalb der 24-h-Beobachtungen sah ich niemals ein Wildkaninchen schlafen. Nach LOCKLEY (1964) treten jedoch während der Ruheperiode am Tag, die die Tiere im Bau verbringen, kurze Schlafperioden auf.

Auch bei den Holländern sah ich während der 24-h-Beobachtung kein Tier schlafen, bei den Hermelinkaninchen schlief während des Aktogramms am 24./25. 9. das beobachtete Weibchen von 13.54 bis 13.58 Uhr.

Zu anderen Beobachtungszeitpunkten sah ich Holländer- und Hermelinkaninchen gelegentlich schlafen. Die Schlafperioden sind stets sehr kurz, die Tiere schlafen selten länger als 1 min, oft nur wenige Sekunden.

Tagesperiodik der Nahrungsaufnahme

Wildkaninchen (Abb. 8) fressen nur in der Nacht und den angrenzenden Stunden, tagsüber nehmen sie keine Nahrung auf. Am Morgen und Abend treten zwei Maxima hervor, wobei das Morgenmaximum (vor allem am 25./26. 6) deutlicher ausgebildet ist als das Abendmaximum, so daß auch die Nahrungsaufnahme einem Alternans entspricht.

Ein ähnlicher Verlauf der Nahrungsaufnahme ist bei den Hauskaninchen nicht ausgeprägt. Hermelin- wie Holländerkaninchen nehmen auch während der Lichtstunden Nahrung auf.

Bei den Hermelinkaninchen (Abb. 9) ist ein Morgenmaximum teilweise zu erkennen. Es tritt jedoch schwächer hervor als bei Wildkaninchen. Ein Abendmaximum fehlt.

Bei den Holländerkaninchen (Abb. 10) war der Verlauf der Nahrungsaufnahme

während der beiden 24-h-Beobachtungen — ähnlich wie auch der Verlauf der Aktivität — sehr unterschiedlich. Am 5./6. 7. erstreckt sich die Nahrungsaufnahme mehr oder weniger gleichmäßig über die 24 Stunden des Tages. Dagegen findet am 12./13. 11. die Nahrungsaufnahme vorwiegend während der Lichtstunden — von ca. 9.00 Uhr bis 17.00 Uhr — statt.

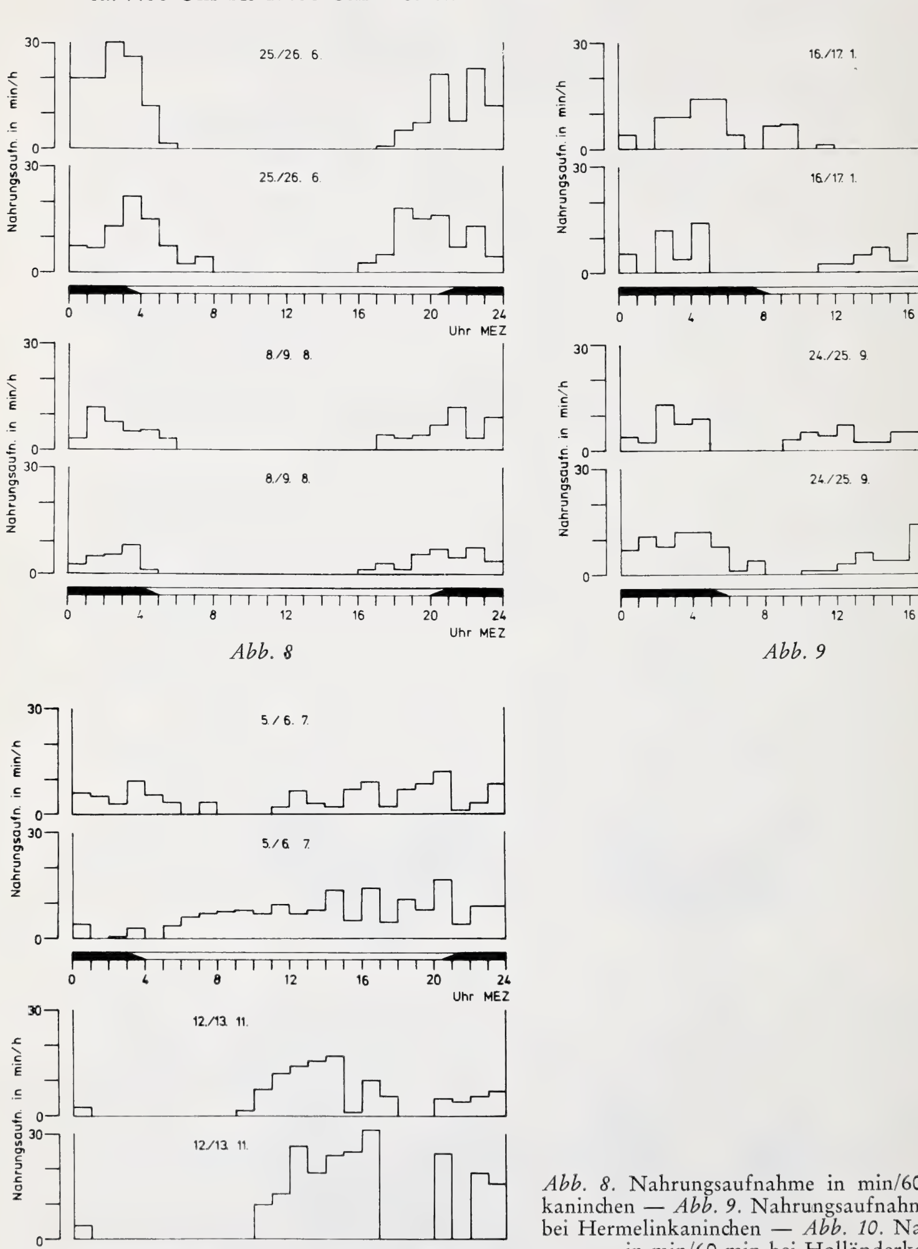


Abb. 8. Nahrungsaufnahme in min/60 min bei Wildkaninchen — *Abb. 9.* Nahrungsaufnahme in min/60 min bei Hermelinkaninchen — *Abb. 10.* Nahrungsaufnahme in min/60 min bei Holländerkaninchen

Tabelle 2

Dauer der Nahrungsaufnahme in min

N/24 h = Gesamte Nahrungsaufnahme in 24 h; N_d = Nahrungsaufnahme während der Dunkelstunden (s. Tab. 1); N_l = Nahrungsaufnahme während der Lichtstunden

	N/24 h [min]	N_d [min]	N_l [min]	N_d/N_l
Wildkan.	119,5	86	33,5	2,57
Hermelin	115,5	79,5	36	2,21
Holländer 5./6. 7.	126,5	35,5	91	0,39
Holländer 12./13.11.	165	47	118	0,40

Wie ein Vergleich mit den Aktogrammen zu den jeweiligen Beobachtungstagen ergibt, ist der Verlauf der Nahrungsaufnahme mit dem Verlauf der Bewegungsaktivität eng verknüpft.

In Tab. 2 ist das Verhältnis der Nahrungsaufnahme während der Lichtstunden zu der während der Dunkelstunden angegeben. Bei Wildkaninchen beträgt dieses Verhältnis 2,57.

Bei den Hermelinkaninchen fällt ein größerer Anteil der Nahrungsaufnahme auf die Lichtstunden, das Verhältnis $^Nd/N_l$ ist mit 2,21 demzufolge kleiner als bei Wildkaninchen. Dennoch wird nachts mehr Futter aufgenommen als am Tag.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Holländerkaninchen. Hier wurde während beider 24-h-Beobachtungen tagsüber mehr Nahrung aufgenommen als nachts. Obwohl die Nahrungsaufnahme zu beiden Terminen einen sehr unterschiedlichen Verlauf nimmt, liegt das Verhältnis $^Nd/N_l$ beide Male in derselben Größenordnung. Es beträgt 0,39 bzw. 0,40. In bezug auf die Nahrungsaufnahme hatten die Holländerkaninchen also in beiden Fällen eine inverse Rhythmik.

Diskussion

Der tagesperiodische Verlauf der Aktivität und der Nahrungsaufnahme hat bei Hauskaninchen im Vergleich zur Wildform Veränderungen erfahren. Da für Wild- und Hauskaninchen in den Freigehegen identische Bedingungen vorherrschten, kann eine modifikative Anpassung der Aktivitätsrhythmen der Hauskaninchen an die Gefangenschaftsbedingungen, wie FÁBIÁN (1973) vermutet, ausgeschlossen werden.

Bei Wildkaninchen tritt innerhalb 24 h ein regelmäßiger Wechsel auf zwischen einer Periode vollkommener Ruhe und einer Periode nahezu pausenloser Aktivität. Dagegen ist es für den Aktivitätsverlauf aller untersuchten Hauskaninchen charakteristisch, daß bei ihnen kurze Ruhe- und Aktivitätsphasen in raschem Wechsel aufeinander folgen.

Das Fehlen langfristiger Aktivitäts- und Ruhephasen läßt sich aus allen Aktogrammen ersehen, die für Hauskaninchen angegeben werden. VAN HOF et al. (1963), VAN HOF-VAN DUIN (1971), RIETVELD et al. (1964) und RIETVELD und TORDOIR (1965) untersuchten die lokomotorische Aktivität von Holländerkaninchen unter verschiedenen Lichtintensitäten und LD-Verhältnissen. In keinem Fall wurden Ruhephasen registriert, die sich über einen längeren Zeitraum als 30 min erstrecken. Nach Aktivitätsmessungen von EULER und HOLMQUIST (1934) an Hauskaninchen (Rasse unbekannt, Gewicht zwischen 1,57 und 2,73 kg) besteht auch bei diesen vollkommene ununterbrochene Ruhe nie länger als etwa 30 min.

Analoge Unterschiede im Aktivitätsverlauf von Wölfen und Pudeln beschreibt ZIMEN (1971). Bei Pudeln folgen — ähnlich wie bei Hauskaninchen — kurze Ruhe- und Aktivitätsphasen schnell aufeinander. Der häufige Wechsel kurzer Aktivitäts- und Ruhephasen anstelle von regelmäßig auftretenden langfristigen Aktivitäts- und Ruheperioden scheint demnach für Haustiere charakteristisch zu sein. ZIMEN führt diese Veränderung der Aktivitätsrhythmik nicht allein auf einen Wegfall der natürlichen Selektion zurück, sondern sieht darin eine Anpassung an das Leben im

Hausstand: Da der Aktivitätsrhythmus weniger ausgeprägt ist, sind Haustiere leichter aktivierbar, was im Zusammenleben mit dem Menschen von Vorteil ist. Wildkaninchen sind nur in der Nacht und den angrenzenden Stunden aktiv, Aktivität und Nahrungsaufnahme zeigen das Grundmuster des Alternans, wobei vor allem das Hauptmaximum am Morgen deutlich hervortritt. Auch die von Fábián (1973) mit Hilfe eines elektrischen Tasterapparates für Wildkaninchen ermittelten Aktivitätswerte lassen ein Morgenmaximum erkennen. Dagegen geben Mykytowycz und Rowley (1958) für Wildkaninchen in Australien ein Aktivitätsmaximum zwischen 21.00 und 22.00 Uhr, das ist drei Stunden nach Sonnenuntergang, an. Nach Stodart und Myers (1964), die ebenfalls Wildkaninchen in Australien beobachteten, sind keine Aktivitätsmaxima zu erkennen.

Zwei Maxima der Nahrungsaufnahme bei Wildkaninchen fanden Southern (1942) und Watson (1954, zitiert nach Dietzel 1972), wobei nach Watson das Morgenmaximum das Hauptmaximum darstellt. Bei Mykytowycz und Rowley (1958) und Stodart und Myers (1964) sind dagegen keine Maxima der Nahrungsaufnahme verzeichnet.

Bei den Hauskaninchen fällt stets ein größerer Anteil ihrer Aktivitäten auf die Lichtstunden. Nach Beobachtungen von Stolte (1950) ist auch bei Weißen Riesenkaninchen die Nahrungsaufnahme über den ganzen Tag verteilt. Ansonsten bestehen innerhalb der Haustierformen große individuelle Unterschiede. Für die Variabilität der Aktivitätsmuster und das Auftreten inverser Rhythmen bei Haustieren gibt es weitere Belege:

Aigner (1974) fand bei einem von sechs untersuchten Kleinsilberkaninchen einen inversen Rhythmus der Nahrungsaufnahme, d. h. das Tier fraß nachts signifikant weniger als am Tag. Horton et al. (1974) fanden bei Hauskaninchen unbekannter Rasse (Gewicht 2–4 kg) einen schwach inversen Rhythmus der Nahrungsaufnahme. Auch die Tagesrhythmik der Coecotrophiebildung kann bei Hauskaninchen individuelle Schwankungen zeigen: nach Dietzel (1972) coecotrophierten fünf von sechs untersuchten Hauskaninchen im 12:12-h-LD-Wechsel einphasig, ein Tier coecotrophierte in vier von fünf Sammelperioden zweiphasig.

Nach Hörnicke (1970, zit. nach Herre und Röhrs 1973) zeichnen sich auch Hausschweine durch eine individuelle Variabilität tagesperiodischer Schwankungen aus.

Wie weitere Beispiele belegen (bei Herre und Röhrs 1973), haben bei Haustieren Tageslänge und andere Zeitgeber weniger Einfluß auf circadiane und jahreszeitliche Rhythmen als bei ihren wilden Stammformen. Dafür dürfte in erster Linie der Fortfall der natürlichen Selektion verantwortlich sein. Die Aktivitätszeiten bestimmter Tierarten können sich nach denen ihrer Raub- oder Beutetiere richten. Aschoff (1954, 1957) führt mehrere Beispiele an, wie für die Entwicklung ganzer nacht- oder tagaktiver Faunen die Wechselbeziehungen zwischen Jäger und Beute eine Rolle spielen. In der Obhut des Menschen fällt der selektive Einfluß solcher „ökologisch-soziologischer“ Zeitgeber (Aschoff 1954) weg, was zur Auflösung des für die Wildform charakteristischen Aktivitätsmusters führen kann. Die Veränderung der Auslesebedingungen dürfte auch dazu geführt haben, daß Hauskaninchen während der Ruheperioden nicht mehr die unterirdischen Baue aufsuchen. In diesem Zusammenhang scheint die Beobachtung erwähnenswert, daß Hauskaninchen bei Gefahr – z. B. wenn man versucht, sie einzufangen – nicht oder nur in seltenen Fällen in die Baue fliehen, wogegen Wildkaninchen schon bei geringer Beunruhigung fluchtartig die Baue aufsuchen. Der Ausfall dieses Schutzverhaltens dürfte auf den Fortfall der natürlichen Selektion zurückzuführen sein. Im Hausstand ist es nicht notwendig und meist auch nicht möglich, derartige Vorkehrungen zum Schutz vor Feinden zu treffen.

Danksagung

Ich danke Herrn Prof. Dr. HEINZ MOELLER, Heidelberg, und Herrn Prof. Dr. ROLF SIEWING, Erlangen, für die Förderung dieser Arbeit.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden Unterschiede im tagesperiodischen Verlauf der Aktivität und der Nahrungsaufnahme zwischen Wild- und Hauskaninchen untersucht.

Bei Wildkaninchen tritt innerhalb 24 h ein regelmäßiger Wechsel auf zwischen einer Periode vollkommener Ruhe und einer Periode nahezu pausenloser Aktivität. Bei Hauskaninchen folgen dagegen kurze Ruhe- und Aktivitätsphasen in raschem Wechsel aufeinander. Während Wildkaninchen nur in der Nacht und den angrenzenden Stunden aktiv sind, fällt bei Hauskaninchen stets ein mehr oder weniger großer Anteil der Aktivität auf die Lichtstunden. Innerhalb der Haustierform bestehen große individuelle Unterschiede im Verhältnis Dunkelaktivität/Lichtaktivität. Wildkaninchen halten sich während der Ruheperiode am Tag in den unterirdischen Bauen auf, Hauskaninchen suchen nicht die Baue auf, sondern liegen während der kurzen Ruheperioden an der Oberfläche des Geheges.

Auch die Tagesperiodik der Nahrungsaufnahme hat Veränderungen im Hausstand erfahren. Wildkaninchen fressen nur in der Nacht und den angrenzenden Stunden. Am Morgen und Abend sind zwei Maxima der Nahrungsaufnahme ausgebildet, wobei das Morgenmaxima das Hauptmaxima darstellt. Bei Hauskaninchen ist eine ähnliche Rhythmik der Nahrungsaufnahme nicht ausgebildet, es bestehen bei ihnen wiederum große individuelle Unterschiede.

Die beschriebenen Veränderungen werden auf den Fortfall der natürlichen Selektion im Hausstand zurückgeführt.

Literatur

AIGNER, E. (1974): Futteraufnahmeverhalten von Kaninchen und seine Veränderung durch verschiedene Einflüsse. Diplomarbeit, Univ. Hohenheim.

ASCHOFF, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. Naturwissenschaften **41**, 49—56.

— (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik. Naturwissenschaften **44**, 361—367.

DIETZEL, F. (1972): Tagesrhythmus der Nahrungsaufnahme und der Ausscheidung von Kot und Coecotrophe bei Kaninchen in Abhängigkeit von Futterangebot und Beleuchtungswechsel. Diplomarbeit, Univ. Hohenheim.

EULER, U. S. v.; HOLMQUIST, A. (1934): Tagesrhythmik der Adrenalinsekretion und des Kohlehydratstoffwechsels beim Kaninchen und Igel. Pflügers Archiv **234**, 210—224.

FABIAN, G. (1973): Experimentelle Methoden in der Domestikationsforschung. In: Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere. Ed. by J. MATOLCSI. Internationales Symposium, Budapest 1971: Akadémiai Kiadó.

HERRE, W.; RÖHRS, M. (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Stuttgart: G. Fischer.

HOF, M. W. VAN; RIETVELD, W. J.; TORDOIR, W. E. M. (1963): Influence of illumination on locomotor activity of rabbits. Acta Physiol. Pharmacol. Neerl. **12**, 266—274.

HOF-VAN DUIN, J. VAN (1971): Locomotor activity in normal and dark-reared rabbits. Doc. Ophtalmol. **30**, 317—330.

HORTON, B. J.; TURLEY, S. D.; WEST, C. E. (1974): Diurnal variation in the feeding pattern of rabbits. Life sciences **15**, 1895—1907.

KRAFT, R. (1976): Vergleichende Verhaltensstudien an Wild- und Hauskaninchen. Diss. Erlangen.

LOCKLEY, R. M. (1964): The private life of the rabbit. Worcester und London: Ebenezer Baylis and Son LZD.

MEYER-LOHMANN, J. (1955): Über den Einfluß täglicher Futtergaben auf die 24-Stunden-Periodik der lokomotorischen Aktivität weißer Mäuse. Pflügers Archiv **260**, 292—305.

MYKYTOWYCZ, R.; ROWLEY, I. (1958): Continous observations of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), during 24-hour periods, CSIRO Wildl. Res. **3**, 26—31.

RIETVELD, W. J.; TORDOIR, W. E. M. (1965): The influence of light intensity level on locomotor activity of rabbits. Acta Physiol. Pharmacol. Neerl. **13**, 171—177.

RIETVELD, W. J.; TORDOIR, W. E. M.; HOF, M. W. VAN (1964): Influence of light to dark ratio for a 24-hour cycle on locomotor activity of rabbits. Acta Physiol. Pharmacol. Neerl. **13**, 87—95.

SOUTHERN, H. N. (1942): Periodicity of refection in the wild rabbit. Nature **149**, 553—554.

Stodart, E.; Myers, K. (1964): A comparison of behaviour, reproduction and mortality of wild and domestic rabbits in confined populations. CSIRO Wildl. Res. **9**, 144—159.
Stolte, H. A. (1950): Über Entwicklung und Vererbung des Temperaments wilder und domestizierter Kaninchen. N. Erg. Probl. Zool. Klatt-Festschr. **145**, 980—999.
Zimen, E. (1971): Wölfe und Königspudel. Vergleichende Verhaltensstudien. München: Piper.

Anschrift des Verfassers: Dr. Richard Kraft, Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen-Nürnberg, Universitätsstraße 19, D-8520 Erlangen

Notes on the Indonesian Mountain Weasel, *Mustela lutreolina* Robinson and Thomas, 1917

By P. J. H. van Bree and M. Sc. Boeadi

Institute of Taxonomic Zoology (Zool. Museum), Amsterdam, and Museum Zoologicum Bogoriense, Bogor

Receipt of Ms. 2. 1. 1978

Abstract

The paper reviews our present knowledge of the little-known Indonesian carnivore *Mustela lutreolina,* occurring on the islands of Sumatra and Java in areas above 1000 metres. Data on some undescribed specimens are also given. The species, closely related to *Mustela sibirica,* is most probably a northern Palaearctic element, which came to these islands during the period of the Quaternary glaciations.

In 1917, Robinson and Thomas described the mustelid species *Mustela lutreolina* based on a single, male specimen (the skin and skull are now in the British Museum (Nat. Hist.); reg. nr 17.814.2) collected at Tjibodas (6°44′ S, 107°00′ E), West Java, on 17-II-1916. In the description it is stated that the animal was killed at an altitude of 5500 feet (1676.4 m). After the publication of the diagnosis only two primary studies on some other specimens appeared in print, viz. one by Brongersma (1940) and a short account by Sody (1949). In his detailed paper, with clear illustrations, Brongersma described a skull and a baculum of an animal from Tjibuni (7°20′ S, 106°50′ E) near Bandung, West Java, altitude 1500 m, collected on 6-IX-1932 and borrowed from the private collection of H. J. V. Sody, and the mounted skin with extracted skull from a specimen from Bencoolen, Sumatra (enumerated as *Mustela henrici,* spec. "d", by Jentink, 1892: 140), presented to the Leiden Museum by Wienecke in 1865. Sody treated briefly five representatives of the species formerly present in the Buitenzorg (now Bogor) Museum and he published some measurements. He also mentioned having examined a skin of *Mustela lutreolina,* collected in 1912 by M. E. G. Bartels at Kaligua, Mount Slamat (7°14' S, 109°12′ E), Central Java, at an altitude of 1500 m.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 166—171

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

So in total we have only published data for 8 specimens and therefore it is useful to publish some notes on another three specimens of *Mustela lutreolina* present in the collections of the Museum Zoologicum Bogoriense at Bogor, Indonesia. It also might be useful to enumerate again the specimens now present at Bogor as in the paper by SODY (1949) there are some inaccuracies. For instance, he omitted to mention that already in 1946 two Bogor specimens had been presented to the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden, and concerning the specimen in his private collection (now RMNH 26107) he did not recall its sex, although BRONGERSMA (1940) had described and pictured its baculum.

	Reg. Nr.							
	MZB 278	MZB 6749	MZB 6768	MZB 8433	MZB 12 000	MZB 12 001	RMNH 7181	RMNH 7182
	Age							
	young adult	adult	adult	adult	young adult	young adult	young adult	adult
	Sex							
	male	male	male	male	male	male	male	male
Condylobasal length	51.1	57.6	60.1	57.1	55.8	56.9	58.7	59.4
Breadth rostrum over canines	10.3	12.2	12.9	11.9	12.2	12.3	12.5	12.5
Zygomatic width	25.7	30.9	30.6	30.3	28.4	29.2	31.3	31.7
Mastoid width	22.5	27.4	26.8	25.4	24.8	25.1	26.7	27.4
Interorbital constriction	9.4	11.9	11.9	11.3	10.4	10.9	11.9	12.1
Postorbital constriction	11.2	13.8[1]	12.4[1]	13.1[1]	12.8	12.8	13.5[1]	14.0[1]
Length palate (prosthion-staphylion)	22.0	26.0	27.3	22.0	25.4	25.7	26.6	27.3
Length upper toothrow (I^1—M^2)	16.7	17.7	19.3	16.7	19.0	19.9	19.6[2]	20.7
Length mandible	28.0	33.5	34.3	28.0	31.8	32.2	33.5	34.9
Length lower toothrow (I_1—M_2)	—	20.8	20.6	—	20.9	20.2	20.2[3]	21.5[3]
Greatest length bulla auditori	15.5	16.8	18.0	15.5	15.9	16.2	17.3	17.8

[1] Probably deformed by a *Skrjabingylus*-like infection (see: VAN SOEST et al. 1972). — [2] P^2 at left missing. — [3] P_2 at right missing.

Material examined by the authors:

MZB 278, male (might be a female, according to SODY 1949: 152); skin and skull, Sukawana, Mount Tangkubanprahu (6°48′ S, 107°32′ E), West Java, alt. 1500 m, 23-XII-1918, leg. B. STRASTERS. No external measurements.

MZB 6749, male; skin, skull and baculum, Ijang Highlands (7°59′ S, 113°40′ E), East Java, alt. 2000 m, 2-XII-1932, leg. A. J. M. LEDEBOER; Tl (Total length) = 473 mm, T (Tail length) = 152 mm, Hf (Length hindfoot) = 50 mm, E (Ear length) = 21 mm, W (Weight) = 340 g.

MZB 6768, male; skin and skull, S. E. slope of Mount Dempo (4°02′ S, 103°07′ E), South Sumatra, alt. 1800 m, 10-IX-1941, leg. W. C. VERBOOM; Tl = 483 mm, T = 170 mm, Hf = 54 mm, E = 26 mm.

MZB 8433, male; skin and skull, Tjibodas (6°44′ S, 107°00′ E), on Mount Gedeh, West Java, alt. 1450 m, 14-VII-1958, leg. M. SUKARTO; Tl = 479 mm, T = 165 mm, Hf = 52 mm, E = 25 mm.

MZB 12000, male; skin, skull and baculum, origin not known yet — died in Jakarta Zoo, 4-XI-1977; Tl = 433 mm, T = 136 mm, Hf = 52 mm, E = 22 mm, W = 295.5 g.
MZB 12001, male; skin, skull and baculum, origin not known yet — died in Jakarta Zoo, 4-XI-1977; Tl = 463 mm, T = 150 mm, Hf = 52 mm, E = 22 mm, W = 335 g.
RMNH 7181, male; skin, skull and baculum, Ijang Highlands, East Java, alt. 2200 m, 16-XI-1932, leg. A. J. M. LEDEBOER; Tl = 464 mm, T = 161 mm, Hf = 48 mm, E = 22 mm, W = 317 g.
RMNH 7182, male; skin, skull and baculum, Ijang Highlands, East Java, alt. 2200 m, 2-VIII-1932, leg. A. J. M. LEDEBOER. No external measurements.

While checking the material mentioned in the introduction and given in the list, one notes as one of most striking features the fact that all the mustelids, of which the localities are known, were collected in areas above 1000 m (see map). The locality Bencoolen or Benkoelen (now Bengkulu) (3°48′ S, 102°15′ E) is not in contradiction to this as in the last century this name was not only used for the town (at sea level) but also for the whole residence and for the mountainous region east and north of the town. It is therefore highly probable that the animal was collected at a high altitude. In relation to its occurrence at high altitudes, also the negative evidence, viz. that the species is not represented in the huge collection of mammals collected at the lowland areas of northern and eastern Java present in the British Museum (Natural History), is rather important. Nor is it present in the rather large collection of mammals from the lower parts of the former residence of Deli, northeastern Sumatra, present in the Zoological Museum in Amsterdam.



Fig. 1. Simplified map of Malacca and the western part of the Indo-Australian Archipelago showing the localities (dots) where *Mustela lutreolina* has been found. Stippled: areas above 1000 meter

The measurements of the intact specimens indicate an animal of the size of a fullgrown, female Polecat, *Mustela putorius* Linnaeus, 1758, or of adult European Minks, *Mustela lutreola* (Linnaeus, 1766). It is with the last species that ROBINSON and THOMAS (1917) compared their animal and it can be said, now more specimens are available for study, that indeed the resemblance in size and colour is rather striking. The fur in *M. lutreolina* is, however, more sleek (less bushy), the tail therefore thinner and the animals have a more slender appearance. There are no significant differences in colour between the fur of the upper side and of the under side. Only at the lower border of the mouth and on the chin a small white area can be found. The variation in size and shape of the white spot is given in fig. 2. It is important to note that there is no mask nor other facial markings or the faintest indication of these markings in the skins we studied. The overall colour of the fur can be described as glossy, dark russet (colour 34), according to FRANK B. SMITHE's (1975) Naturalist's Color Guide (The American Museum of Natural History, New York).



Fig. 2. Schematic drawings of the chin, throat and breast of eight specimens of *Mustela lutreolina* showing the variation in size and shape of the white-coloured patch. J. ZAAGMAN (ZMA) fecit

The skull, clearly described and pictured by BRONGERSMA (loc. cit.), differs, however, from that of *Mustela lutreola.* For the dimensions of skulls of *M. lutreolina,* see the added table. In morphology and dimensions the skull of *lutreolina* closely resembles that of *Mustela sibirica* Pallas, 1773; so much so that if one ignored the origin of the *Mustela lutreolina* skulls one would identify them as *Mustela sibirica* if the keys published by POCOCK (1941) and STROGANOV (1969) were used.

Already in their original description ROBINSON and THOMAS (1917: 262) wrote: "the species would appear to be allied to *M. subhemachalana* Hodgson, 1837 [now considered to be a subspecies of *Mustela sibirica;* see POCOCK 1941], known from Sikkim and Nepal at high elevations and also recorded from near Bhamo [24°15′ N, 97°15′ E; northern Burma] and the Karin Hills (THOMAS 1892: 919), but it differs by its much darker colour, etc.". This remark induced a number of authors (e. g. ELLERMAN and MORRISON-SCOTT 1966) to consider *lutreolina* a subspecies of *Mustela sibirica.*

Although the present authors are also convinced that *lutreolina* is closely related to *sibirica,* there are, however, two arguments for considering *lutreolina* a separate species and not a subspecies of *sibirica,* at least provisionally. Firstly there are the differences in fur colour and the total absence of facial markings in *lutreolina* and secondly there is the great isolation in time and space of *lutreolina,* as compared to the complex of *sibirica* subspecies. In relation to this isolation it may be useful to point out that neither *sibirica*-like mustelids nor *Mustela lutreolina*-like animals have been found in Malaca (see MEDWAY 1969), a rather well studied peninsula with mountainous areas above 1000 metres, where one could, or would, expect them.

For the occurrence and distribution of *Mustela sibirica,* see ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1966), STROGANOV (1962), and POCOCK (1941). It is important

to indicate that at the southern border of its distribution (northern India, Nepal, Bhutan, northern Burma) the species live at an altitude of 5,000 to 16,000 feet (1524 to 4877 m). So, assuming that their biology did not change radically in the course of time, there must have been a much cooler climate during the period that *sibirica*-like animals reached Sumatra and Java. Furthermore the sea level must have been so low that Sumatra and Java formed part of the Asian mainland. Both conditions were found during the period of the Quaternary glaciations and we therefore may regard *Mustela lutreolina* as a northern Palaearctic element in the Indonesian fauna.

Unfortunately we are unable to give any details about the biology of *Mustela lutreolina*. It probably will have the same way of life as *Mustela sibirica* and other mustelids of the same size but contrary to *Mustela lutreola* it will not be so closely attached to water (the feet are not half-webbed as in *lutreola*). As already indicated in the table of skull measurements we found in some skulls, in the region of the postorbital processes and the postorbital constriction, dark coloured swellings and other bone deformities as we know from the European mustelids *Mustela erminea* and *Mustela nivalis*, which are infected by the nematode *Skrjabingylus nasicola* (Leuckart, 1842). Whether the same species of parasitic nematode is found in *lutreolina* or another species must wait till fresh material of the nematode can be studied.

Concluding this short paper we want to thank Miss Daphne M. Hills for checking the collection of mammals of the British Museum (Natural History) for the presence (besides the type material) of *Mustela lutreolina*, Dr. H. Felten for the same at the Senckenberg Museum (Frankfurt/Main) and Dr. G. G. Musser at the American Museum of Natural History (New York). Drs. W. Bergmans kindly checked the collections in Washington (D.C.) and Chicago, for which we are grateful. That the species is not common is indicated by its absence in the above-mentioned collections. Sincere thanks are due to Dr. Ch. Smeenk and Mr. J. Schouten of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden for allowing us to study material of *M. lutreolina* from their collection and for furnishing additional information. Dr. I. R. Ball kindly read the draft of this paper.

Zusammenfassung

Bemerkungen über das Indonesische Bergwiesel, Mustela lutreolina Robinson und Thomas, 1917

Im Rahmen einer Untersuchung über *Mustela lutreolina*, einem kleinen, wenig bekannten Musteliden auf Java und Sumatra, wird der gegenwärtige Wissensstand zusammenfassend dargelegt. Ergänzt werden die Ausführungen durch Angaben von Körperdaten bislang nicht beschriebener Individuen. Die mit *Mustela sibirica* nahe verwandte *Mustela lutreolina* ist sehr wahrscheinlich ein Faunenelement der nördlichen Paläarktis; eine Besiedlung der Inseln erfolgte während der Eiszeit.

References

Brongersma, L. D. (1940): Note on *Mustela lutreolina* Rob. and Thos. Temminckia **5**, 257—263.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals. 1758 to 1946. 2nd ed. London. pp 1—810.

Jentink, F. A. (1892): Catalogue systématique des mammifères (Singes, Carnivores, Ruminants, Pachydermes, Sirènes et Cétacés). Mus. d'Hist. Nat. des Pays-Bas, Leiden, **XI**, 1—219.

Medway, Lord (1969): The wild mammals of Malaya and offshore islands including Singapore. Kuala Lumpur, Singapore, London. **I—XIX**, 1—127.

Pocock, R. I. (1941): The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Mammalia, London, **II**, I—XII, 1—503.

Robinson, H. C.; Thomas, O. (1917): A new Mink-like *Mustela* from Java. Ann. Mag. nat. Hist. (8), 20, 261—262.
Sody, H. J. V. (1949): Notes on some Primates, Carnivora, and the *Babirusa* from the Indo-Malayan and Indo-Australian regions (with descriptions of 10 new species and subspecies). Treubia 20, 121—190.
Soest, R. W. M. van; Land, J. van der; Bree, P. J. H. van (1972): *Skrjabingylus nasicola* (Nematoda) in skulls of *Mustela erminea* and *Mustela nivalis* (Mammalia) from the Netherlands. Beaufortia 20, 85—97.
Stroganov, S. U. (1969): Carnivorous mammals of Siberia. Jerusalem. I—X, 1—522.
Thomas, O. (1892): On the Mammalia collected by Signor Leonardo Fea in Burma and Tenasserim. Ann. Mus. Civico Storia nat., Genova (2), 10, 913—949, pls X, XI.

Authors' addresses: Dr. P. J. H. van Bree, Institute of Taxonomic Zoology (Zool. Museum), 36 Plantage Kerklaan, NL-1018 CZ Amsterdam, the Netherlands; Boeadi M. Sc., Museum Zoologicum Bogoriense, Jalan Ir. H. Juanda 3, Bogor, Indonesia

Beobachtungen und Experimente zum Futterlernverhalten des Rehs (*Capreolus capreolus)*

Von Helen Müri

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Zürich

Eingang des Ms. 4. 8. 1977

Abstract

Observations and experiments on learning processes in foodchoice of roe-deer (Capreolus capreolus)

Studied individual and social learning processes in foodchoise of roe-deer living in an enclosure. Alltogether there were eight fawns (3 ♀♀, 5 ♂♂) and six adult animals (4 ♀♀, 2 ♂♂) involved in the experiments. After learning to eat a certain foodtype with particular form-smell-combination three pairs of fawns, one adult female and a control-group of two adult pairs were tested in a 4-way-choice-experiment: they were confronted with the habitual type as well as three new types differing from the latter in form and/or smell. Results indicate, that animals learn to eat different foodtypes successively. The new types are usually accepted in the following order: smell known/form unknown, smell and form unknown, from known/smell unknown. Before eating a new type different kinds of examination follow each other in a fixed sequence. When animals were grouped in pairs the partners behaved differently: only one animal learned to eat unknown foodtypes. The hypothesis, that this might be role-differentiation was supported by a pilot-experiment, which showed that role-changes are possible. The results are considered to be part of a complex system offering a maximum of new food-resources while minimizing the hasard of intoxication.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 171—186

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Einleitung

Das Reh verbeißt nach KLÖTZLI (1965) im Schweizer Mittelland rund 70 % aller vorkommenden Pflanzenarten. Dabei werden bestimmte Arten in verschiedenen Gebieten unterschiedlich stark angenommen. Diese Unterschiede treten zum Teil auch beim Vergleich pflanzensoziologisch und klimatisch ähnlicher Gebiete auf (KLÖTZLI 1965; VOSER und NIEVERGELT 1975). Es besteht die Möglichkeit, daß Lernprozesse und Tradition zu populationsspezifischen oder individuellen Präferenzen führen. Vorgänge dieser Art, insbesondere die Frage, ob Lernprozesse im Futterwahlverhalten der Rehe möglich sind, wie sie vor sich gehen, und welche Bedeutung dabei dem Geruch und der Form des Futters zukommen, wurden in einem Freigehege, teilweise experimentell, untersucht.

Versuchstiere und Versuchsgehege

Als Versuchstiere standen mir in erster Linie sieben ½- bis ¾jährige Rehkitze zur Verfügung (Tab. 1). In einzelnen Versuchen setzte ich außerdem ein weiteres ♂ Rehkitz sowie sechs Adulttiere, 4 ♀♀ und 2 ♂♂, ein.

Im Gehege unserer Abteilung wird versucht, die Tiere in möglichst naturnaher Umgebung zu halten. Unsere Rehe sind von der angrenzenden Wildbahn nur durch einen zwei Meter hohen Gitterzaun getrennt; durch diesen haben sie regelmäßig Kontakt zu freilebenden Artgenossen und anderen Tieren. Wie Abb. 1 zeigt, entspricht auch die Gliederung des Geheges mit felsigen, hügeligen und flachen, sowie bewaldeten und offenen Teilen den Verhältnissen in der Umgebung. Es gibt weder Ställe noch künstliche Unterstände im Gehege. In dreifacher Hinsicht unterscheidet sich allerdings das Leben unserer Rehe von jenem ihrer freilebenden Artgenossen: Erstens haben sie regelmäßig Kontakt zu bestimmten Menschen. Zweitens ist die Populationsdichte mit etwa 15 Rehen auf ca. zwei Hektaren Gehegefläche sehr groß; daher reicht — dies sei als dritter Unterschied erwähnt — die natürlich vorhandene Äsung nicht aus: Es wird täglich Kraft- und Saftfutter zugegeben.

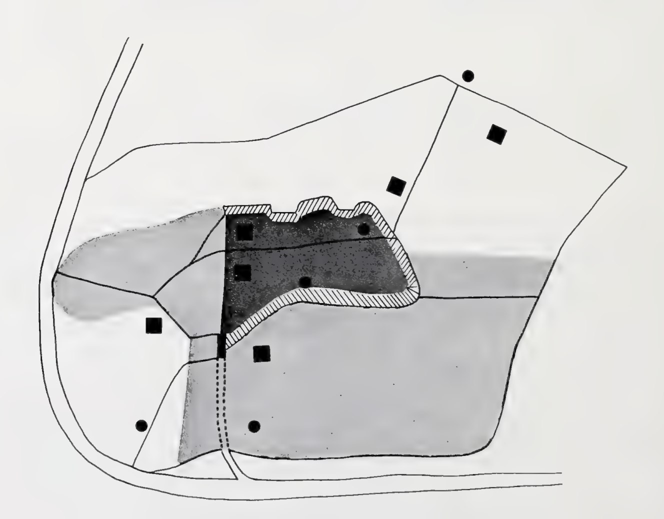


Abb. 1. Das Versuchsgehege mit den verschiedenen natürlichen und künstlichen Unterteilungen. Weiß = hoch gelegenes offenes Gebiet; hellgrau = hügeliges bewaldetes Gebiet; dunkelgrau = tief gelegenes offenes Gebiet; schwarz = Werkstatt mit Materiallager; schraffiert = Fels; schwarze Quadrate = Experimentierplätze; schwarze Kreisflächen = Beobachtungspunkte

Tabelle 1

Aufzuchtart, Verwandtschaft und Eigenheiten der einzelnen Tiere

Tier	Alter (Dez. 74)	Aufzucht	Verwandtschaft	bes. Soz. Beziehung zu [2]	Nahkontakt zu Mensch seit	Scheuheitsgrad, Eigenschaften
Kreti ♀	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74	Adoptiv-[1] Geschwister (Kreti, Köbi)	Kö, Ju, De	2- bis 3wöchig	fast handzahm, sehr ruhig
Köbi ♂	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74		Kr, Ju, De, Ku	ca. 1wöchig	fast handzahm, sehr ruhig
Julia ♀	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74	Geschwister (Julia, Detlev, Kuno)	Kr, Kö, De, Ku	ca. 2wöchig	Fluchtdistanz > 2 m, schreckhaft
Detlev ♂	1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 74		Kr, Kö, Ju, Ku	ca. 2wöchig	Fluchtdistanz > 2 m, schreckhaft
Kuno ♂	1/2 J.	Einzelgeh., dann Zuchtgeh. 74		Kr, Kö, Ju, De	ca. 8wöchig	Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu
Tina ♀	1/2 J.	v. Geiß, Versuchsgehege	Geschwister (Mutter: Ba)	Pa, Ba	3monatig	Fluchtdistanz > 5 m, sehr scheu und schreckhaft (Tina, Pablo)
Pablo ♂	1/2 J.	v. Geiß, Versuchsgehege		Ti, Ba	3monatig	
Mika ♂	1/2 J.	v. Hand, einzeln		Gu, Bb		scheu
Piccola ♀	1 1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 73	Adoptiv-Geschwister (Piccola, Gusti, Mona)	leben zus. in Gehegeteil (Piccola, Gusti)		scheu
Gusti ♂	1 1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 73				scheu
Mona ♀	1 1/2 J.	v. Hand, im eig. Zuchtgeh. 73		leben zus. in Gehegeteil (Mona, Alex)		handzahm
Alex ♂	2 1/2 J.	v. Hand, einzeln				handzahm, aggressiv gegen Menschen
Babette ♀	5 1/2 J.	v. Hand		gegenseitig neg. Bez. (Babette, Bambola)		handzahm
Bambola ♀	4 1/2 J.	v. Hand, zus. m. Bruder, priv.				handzahm

[1] Adoptivgeschwister = gemeinsam aufgezogene Tiere, die sich fast wie Geschwister verhalten. — [2] Mit Ausnahme von Bb/Ba enge positive Beziehungen, teils durch gemeinsame Aufzucht, teils durch späteres Zusammenleben entstanden.

Methoden und Beobachtungstechnik

Lernversuche wurden bisher fast nur an Zoo- und Labortieren durchgeführt, so von Backhaus (1959), Giebel (1967), Reiher (1969). Im Vergleich zur Zoo- oder Laborhaltung brachte unsere Art der Tierhaltung nebst dem großen Vorteil möglichst natürlichen Verhaltens der Tiere etliche Nachteile mit sich: Größere Schwierigkeiten ergaben sich vor allem aus dem unbestimmbaren natürlichen Äsungsangebot, welches den Hunger der Tiere weitgehend unkontrollierbar machte und die Futterbelohnung als experimentelles Hilfsmittel in ihrer Bedeutung wesentlich schwächte.

Um möglichst viele — auch unerwartete — Reaktionen der Tiere erfassen zu können, nahm ich nebst bestimmten quantitativen Massen das Verhalten der Tiere möglichst weitgehend auf. Dazu verwendete ich die nachfolgende, eingeschränkte Protokolliertechnik:

— Ich unterschied zwischen einem Nah- und einem Fernbereich. Als Nahbereich definierte ich eine Kreisfläche mit fünf Metern Radius um die Futterstellen. Das Verhalten jedes Tieres, das sich im Nahbereich aufhielt, protokollierte ich ausführlich nach den Punkten eins bis vier der untenstehenden Prioritätenliste. Im sichtbaren Fernbereich wurde möglichst viel Verhalten entsprechend derselben Liste, jedoch — außer den Punkten eins und zwei — ohne Anspruch auf Vollständigkeit protokolliert.

— Das Ethogramm wurde in fünf Gruppen unterteilt, welche ich nach folgender Prioritätenliste ordnete:

1. Freßverhalten im weitesten Sinn
2. Sozialverhalten und Lautgebung
3. Konfliktverhalten
4. Aufmerksamkeit gegenüber äußeren Reizquellen
5. sämtliche nicht unter 1 bis 4 genannten Verhaltenselemente.

Ich beobachtete — je nach Scheuheitsgrad der betreffenden Tiere — aus mindestens 20 Meter Entfernung, nach Bedarf mit einem 8×30-Feldstecher. Das Verhalten protokollierte ich auf Tonband und teilte es bei der Abschrift in 15-Sekunden-Intervalle auf.

Als Versuchsfutter wurde ein den Tieren nicht bekannter Kraftfuttertyp in zwei Formen gepreßt: Stäbchen mit 4,5 mm Durchmesser und ca. 15 mm Länge sowie Zylinder mit 8 mm Durchmesser und 10 mm Länge. Diesen Pellets applizierte ich konstante Mengen von Fichtennadel- bzw. Rosenöl. Durch Kombination der beiden Formen und der beiden Gerüche entstanden also vier durch die Form-Geruch-Kombination sich unterscheidende Versuchsfuttertypen.

Qualitative Beobachtungen und Vorversuche

Von Frühsommer 1974 (Kitzaufzucht) bis Ende des Jahres widmete ich mich vor allem Beobachtungen des Äsungsverhaltens und Vorversuchen.

Bedeutung des optischen und des olfaktorischen Sinnes

Geruchskontrollen waren vor dem Fressen fast immer zu erkennen. Das Mitwirken des optischen Sinnes war wesentlich schwerer, oft gar nicht zu sehen. Eine eindeutige Funktion hat das Auge wohl beim Erkennen eines Futtermittels auf Distanz. Um dies zu zeigen, ging ich vom Phänomen des Bewegungssehens aus. Viele Wildtiere, u. a. auch Cerviden, reagieren, bedingt durch einen zentralnervösen Mechanismus, stärker auf bewegte Objekte als auf ruhende, obwohl sie auch ruhende wahrnehmen können (Rochon-Davigneaud 1972). Ich hielt nun ein Futtermittel ruhig, für die Rehe sichtbar in der Hand, worauf sich meist kein Tier näherte. Sobald ich den Gegenstand bewegte, näherten sich die Tiere normalerweise. Dieser Verhaltensunterschied scheint mir nur durch das Bewegungssehen und damit durch den optischen Sinn zu erklären. Die Bedeutung des optischen Sinnes bei geringem Abstand vom Futter blieb allerdings unklar.

In einem Pilotversuch schaltete ich die Wirkung der Blattform dadurch aus, daß ich aus Edelkastanien- und Eichenblättern – erstere wurden von unseren Tieren eindeutig bevorzugt – Quadrate gleicher Größe ausschnitt. Nun bot ich einem Kitz von Hand 16mal je ein Quadrat beider Blattarten an. Es roch 8mal zuerst am

Kastanien- und ebenso oft zuerst am Eichenblatt, fraß hingegen 13mal zuerst Kastanie und nur 3mal zuerst Eiche. Zur Kontrolle stellte ich dasselbe Tier anschließend 10mal vor die Wahl je eines vollständigen Kastanien- bzw. Eichenblattes. Nun roch es in sechs Fällen zuerst an Eiche und 4mal zuerst an Kastanie. Die erste Annäherung war also nicht abhängig von der Formerkennungsmöglichkeit, sondern eher zufällig. Hingegen fraß das Tier auch bei der Wahl zwischen zwei Blattquadraten signifikant häufiger ($p < 0,05$, Vorzeichentest, SIEGEL 1956) die Kastanienblätter.

Um die Möglichkeit des Erlernens eines einfachen optischen Reizes zu testen, versuchte ich, ein Rehkitz zur ausschließlichen Annahme einer schwarz gefärbten Milchflasche zu dressieren. Dazu bot ich dem Tier jeweils zwei weiße und eine schwarze Flasche zur Wahl an, zog ihm jedoch die weiße Flasche wieder aus dem Mund, bevor es daraus trinken konnte. Nach 40 solchen Versuchen wählte das Tier in der Tendenz die schwarze Flasche häufiger, machte aber immer noch so viele Fehler, daß nicht von einem eindeutigen Lernerfolg gesprochen werden kann. Dies könnte dadurch erklärt werden, daß in Saugstimmung möglicherweise die normale Reizempfindlichkeit bzw. -beantwortung z. B. für Farbreize gehemmt ist. SEVENSTER (1968) hat an Stichlingen eine vergleichbare Hemmung der Reizbeantwortung (auf Stäbchen zu schnappen) in einer bestimmten Stimmung (Balz) nachgewiesen.

Obwohl diese Pilotversuche zeigten, daß ein Rehkitz bei selektivem Äsen nicht unbedingt auf die Formerkennung angewiesen ist, so schließen sie doch die Möglichkeit nicht aus, daß Form- oder Farberkennung im Äsungsverhalten eine Bedeutung haben kann. Ob und wie weit andere Komponenten des optischen Sinnes bei der Futterwahl eine Rolle spielen, wurde in dieser Arbeit nicht untersucht.

Annahme unbekannter Futtermittel

Bei der Neuannahme von Futtermitteln war es auffallend, daß die Rehkitze unterschiedlich reagierten, je nach dem, ob es sich um Äsung oder Kraft- bzw. Saftfutter handelte:

Äsung unbekannter Pflanzen: Da das Äsungsangebot auf der Wiese unseres Aufzuchtgeheges verhältnismäßig monoton war, waren viele Laub- und Kräuterarten für unsere Kitze unbekannt. Solche unbekannten Pflanzen wurden — wie auch bekannte Arten — vor dem Fressen immer kurz olfaktorisch kontrolliert. Ich beobachtete jedoch bei unbekannten Pflanzen vor der Annahme nie eine langandauernde oder wiederholte Kontrolle wie bei der Neuannahme von Kraft- bzw. Saftfutter.

Kraft- und Saftfutter: Als solches bezeichne ich die handelsüblichen Pellets bzw. vom Menschen veränderte Pflanzenprodukte, wie z. B. Kartoffelschnitzel und zerkleinerte Zuckerrüben. Dieser Nahrungskategorie gegenüber zeigten die Tiere größte Vorsicht: Sie prüften die Nahrung während mehrerer Minuten oder zu vielen Malen, bevor sie davon fraßen. Dabei zeigten sie viel Konfliktverhalten und zum Teil auffallendes Sozialverhalten wie häufiges Lecken am Äser eines Partners und andere Partnerkontrollen.

Versuch einer Einzeldressur

Um Vorgang und Wirkung eines Futterlernprozesses zu untersuchen, versuchte ich, sieben Rehkitze einzeln dazu zu dressieren, einen bestimmten Versuchsfuttertyp zu fressen und einen nach Form und Geruch davon verschiedenen Versuchsfuttertyp zu meiden. Dazu trennte ich jeweils ein Einzeltier in einem Kleingehege von ca. 40 m^2 ab; durch bewegliche Futterkastendeckel konnte das zu lernende Futter zugänglich gemacht, das zu meidende Futter jedoch vom Beobachtungsplatz aus geschlossen werden. Trotz mehrwöchiger Gewöhnung an Lernsituation und Isolierung von den Sozialpartnern reagierten die Tiere in der Dressursituation zunehmend

mit Unruhe und viel Konfliktverhalten. Schließlich mieden sie das Experimentiergehege völlig, worauf ich diesen Dressurversuch abbrach.

Mit dieser Dressur hatte ich versucht, eine Assoziation herzustellen zwischen der Qualität, d. h. der Form und dem Geruch der beiden Futtertypen (= 1. Assoziationsreiz) und dessen Zugänglichkeit, d. h. Angebot bei offenem Futterkasten bzw. Deckelbewegung (= 2. Assoziationsreiz). In unserer Gehegesituation, in der eine Vielzahl von Reizen dauernd auf die Tiere wirkte, war es ihnen jedoch möglich, andere als die von mir manipulierten Reize miteinander zu kombinieren. Folgende Hinweise führen mich zur Annahme, daß die Rehe statt der gewünschten Reize die gesamte Versuchssituation, mit meiner Anwesenheit auf dem Beobachtungssitz als dem wohl wichtigsten Kennzeichen (= 1. Assoziationsreiz) und die angstauslösende Deckelbewegung (= 2. Assoziationsreiz) miteinander verknüpften:

- Die Tiere mieden die beiden Versuchsfutterkästen in der Dressursituation schon zu einem Zeitpunkt, als sie bei meiner Abwesenheit noch die gewohnten Mengen aus denselben Futterkästen fraßen.
- Als die Tiere die Dressursituation bereits mieden, betraten sie das Versuchsgehege mehrmals, kurz nachdem ich es verlassen hatte.
- Zur gleichen Zeit näherten sie sich mir ohne besondere Anzeichen von Konfliktverhalten außerhalb des Dressurgeheges.
- Häufiges Weggehen oder gar Flucht als Reaktion auf die kleinste Deckelbewegung ließen mich auf deren stark angstauslösende Wirkung schließen.

Nachträglich scheint es einsichtig, daß die Tiere auf den vermutlich stärksten Reiz (Deckelbewegung) zuerst reagierten. Nach der Theorie von Revusky und Garcia (1970) ist zu erwarten, daß externe Stimuli vor allem und zuerst mit ebensolchen, Reize aus dem Bereich der Geschmacksempfindung hingegen eher mit propriozeptiven, die Verdauung betreffenden Reizen assoziiert werden. Dabei möchte ich den Bereich der Geschmacksempfindung im Sinne einer Hypothese etwas ausweiten und auch auf die Wahrnehmung der Gerüche des Futters beziehen. Es entspricht dann aber der erwähnten Theorie, daß die Tiere den externen Stimulus der Deckelbewegung mit einem in der Gesamtsituation zu suchenden externen Stimulus assoziierten. Um zuerst eine Reaktion auf die Eigenschaften des Futters hervorzurufen, müßte folgerichtig ein auf die Verdauung wirkender negativer Verstärker eingesetzt werden.

Vierfach-Wahlversuche

Ab Januar 1975 wurden sechs Rehkitze paarweise gehalten. Während etwa sechs Wochen sollte nun jedes Paar einen Futtertyp mit bestimmter Form-Geruch-Kombination (Lernfutter) dadurch erkennen und fressen lernen, daß es tagsüber ausschließlich dieses Futter erhielt. Als weiteres Versuchstier wurde eine handzahme adulte Rehgeiß herangezogen, die leicht von ihrer Gruppe abgetrennt werden konnte; sie erhielt täglich während mindestens einer Stunde ihr Lernfutter. Nach Zufallsauswahl erhielten zwei der drei Kitzpaare als Lernfutter die Pellets mit dem einen Geruch und der einen Form, das dritte Kitzpaar und die adulte Geiß erhielten die Pellets mit dem anderen Geruch und der anderen Form (Tab. 2). Als Kontrolltiere dienten zwei Adultpaare, welche beide Lernfuttertypen fressen lernten.

Da alle Tiere ihr Lernfutter schon nach einigen Tagen gut annahmen und in der darauffolgenden Zeit ihr Verhalten gegenüber dem Lernfutter nicht mehr änderten, begann ich schon nach drei bis fünf Lernwochen (Tab. 2) mit einer ersten Serie der Form-Geruch-Wahlversuche (F/G 1). Im März setzte ich eine weitere Versuchs-Serie (F/G 2) mit leicht veränderter Versuchssituation (Tab. 2) an. Jede Serie bestand aus 10 Tests à 5 (F/G 1) bzw. 3 (F/G 2) Minuten. In einer Vierfach-Wahlsituation bot

Tabelle 2

Form-Geruch-Experiment: Gruppierung der Tiere und Versuchsablauf

	Kitze			Adulte		
Tiere	Tina Pablo	Kreti Köbi	Julia Detlev	Babette	Mona Alex	Piccola Gusti
Einsatz als	Testpaar	Testpaar	Testpaar	Einzeltest-tier	Kontrollp.	Kontrollpaar
Lernphase						
Lernfutter	R/Z			Fi/St	R/Z und Fi/St	
Lernzeit	3—6 Wochen tagsüber			4 Wochen tägl. lh	für jeden Futtertyp 3 Wochen tagsüber	
Wahlversuch						
Replikate						
F/G 1	10 Tests à 5 min pro Testpaar					
F/G 2	10 Tests à 3 min pro Testpaar, Einzeltier bzw. Kontrollpaar					
Wahlfutter	R/Z, R/St, Fi/Z, Fi/St in Simultanwahl					
Forschungs-fragen	— Wie wirkt sich die Vertrautheit mit einem Futtertyp von bestimmter Form und bestimmtem Geruch aus auf das Verhalten in der Vierfachwahl (vertrautes Futter und drei davon in Form und/oder Geruch abweichende Futtertypen)? — Falls das vertraute Futter fressen gelernt wird, welche Bedeutung haben bei diesem Lernprozeß ein optischer (Form) und ein geruchlicher Reiz?					

R = Rosengeruch, Fi = Fichtengeruch, Z = Zylinderform, St = Stäbchenform

ich den Tieren die vier Versuchsfuttertypen mit verschiedener Form-Geruchs-Kombination dar, also Rosengeruch/Zylinderform, Fichtengeruch/Zylinderform, Rosengeruch/Stäbchenform und Fichtengeruch/Stäbchenform. Einer dieser vier Versuchsfuttertypen entsprach also jeweils dem Lernfutter, die anderen drei zur Wahl gebotenen Futtertypen wichen davon nach Geruch und/oder Form ab. Die vier Wahlfutterschalen ordnete ich – mit Ausnahme der Serie F/G 1 – in einem Quadrat von 1,5 Meter Seitenlänge an; der Mittelpunkt des Quadrates lag jeweils auf einem beliebten Austrittswechsel, etwa fünf Meter von einer guten Deckung entfernt. Die Verteilung der vier Versuchsfuttertypen auf die Futterstellen wurde balanciert. Die Tageszeit wurde nicht kontrolliert; es wurde aber ausschließlich während der für Rehe bedeutsamen Aktivitätszeiten experimentiert. Wetter und jahreszeitliche Veränderungen wurden qualitativ festgestellt, konnten bei der Auswertung jedoch nicht mit den Ergebnissen in Beziehung gebracht werden. Bei den je zwei Varianten der beiden Reizqualitäten Form und Geruch war leider nicht auszumachen, ob der Unterschied zwischen den beiden Formen für das Reh ähnlich stark war wie der Unterschied zwischen den beiden Gerüchen. Diese Tatsache bedingt eine vorsichtige und relativierende Betrachtungsweise des Versuchsergebnisses im Hinblick auf die Bedeutung der Form und des Geruchs im Futterlernprozeß.

Um Präferenzen in den Wahlversuchen zu untersuchen, stützte ich mich in der Auswertung vor allem auf drei Maße, die untereinander gut korreliert sind:

– Gewicht des gefressenen Futters je Test und Tierpaar; in den Tierpaaren, in denen jeweils nur ein Tier fraß (s. u.), wurde das Gewicht pro fressendes Einzeltier festgestellt.
– Die Freßintensität: sie wurde dadurch bestimmt, daß sechs Intensitätsvarianten von fressen je ein ordinaler Rang zugeordnet wurde, worauf die Summe der Rangzahlen aller Annäherungen pro Futtertyp und Test und Tier berechnet wurde.

- Zeitdauer der Beschäftigung mit einem Futtertyp während einer Testdauer von 3 Minuten. Dieses Maß hat vor allem in den Fällen Bedeutung, in denen der eine Partner überhaupt nicht fraß, sich aber trotzdem für die Versuchsfuttertypen interessierte (Riechen etc.).

Ergebnisse

Bei einem Vergleich der verschieden vertrauten Futtertypen ergab sich weder pro Einzeltier noch insgesamt eine signifikante Heterogenität während einer ganzen Testserie.

Eine Rolle spielte jedoch die Reihenfolge, in der die Versuchsfuttertypen gefressen wurden — wiederum bezogen auf die unterschiedliche Vertrautheit der Tiere mit denselben (Abb. 2): Zumeist wurde zuerst das Lernfutter gefressen. Von den

	scheu				zahm		
Tier	Julia	Detlev	Tina	Pablo	Kreti	Köbi	Babette
vertrautes Futter	Fi/St	Fi/St	R/Z	R/Z	R/Z	R/Z	Fi/St
F u. G vertraut	①	①	①	①	③	③	③
nur G vertraut	②	–	②	–	②	①	①
weder F noch G vertraut	③	–	③	–	④	②	④
nur F vertraut	–	–	–	–	①	④	②
gemäss Hypothese	3	1	3	1	1	2	2
gegen Hypothese	0	0	0	0	2	1	1

F = Form, G = Geruch, Fi = Fichten-, R = Rosengeruch, St = Stäbchen-, Z = Zylinderform

Abb. 2. Zeitliche Folge des erstmaligen Fressens der vier Versuchsfuttertypen. Es zeigt sich, insbesondere bei den scheuen Tieren, die Tendenz, die Futtertypen in der von oben nach unten angeführten Reihenfolge erstmals zu fressen. Pfeile nach unten entsprechen, Pfeile nach oben widersprechen dieser Tendenz. Bezieht man auch die nicht mehr ausgeführten, aber bei länger dauerndem Versuch einzig möglichen Schritte (Pfeile mit durchbrochener Linie) in den Test mit ein, so können die tendenzgemäßen Schritte als signifikant häufiger angesehen werden (Vorzeichentest: $N = 17$, $+ = 13$, $p < 0{,}05$).

drei weiteren Versuchsfuttertypen fraßen die meisten Tiere denjenigen mit unbekannter Form und bekanntem Geruch zuerst, darauf den Futtertyp, bei dem beide Reizqualitäten neu waren. Die genannten Tendenzen wurden mit dem Vorzeichentest (Siegel 1956) untersucht und können dadurch als gestützt betrachtet werden. Wie aus Abb. 2 hervorgeht, fraßen nur einzelne Tiere von allen vier Versuchsfuttertypen — und zwar handelt es sich hier ausschließlich um die zahmen Tiere.

Das bei der Neuannahme von Kraft- und Saftfutter erwähnte Kontrollverhalten konnte anhand der Experimente genauer untersucht werden, insbesondere meine Hypothese, daß dieses Kontrollverhalten Elemente enthält, welche sich in bestimmter Sequenz folgen:

1. olfaktorische und/oder optische Kontrolle aus zwei oder mehr Metern Entfernung vom Futter,
2. olfaktorische Nahkontrollen, welche direkt auf das Futter oder dessen unmittelbare Umgebung gerichtet sind, und recht lange (bis 15 Minuten) oder oft wiederholt stattfinden,
3. Geschmackskontrolle: Dabei frißt das Tier eine sehr geringe Menge des Futters, kaut diese besonders ausgiebig,

4. Freßkontrolle, bei der das Tier erstmals mehrere Brocken des neuen Futters frißt. Nach all diesen Kontrollen wird das neue Futter vom Tier wie vertrautes Futter behandelt: es riecht kurz daran und beginnt gleich ausführlich zu fressen.

Abb. 3 zeigt, daß meine Daten aus den Wahlversuchen auf das Vorherrschen der hypothesegemäß ausgeführten Teilschritte dieses Kontrollverhaltens hinweisen.

Kontrollvarianten	Ju	De	Ti	Pa	Kö	Kr	Bb	t
frisst ausgiebig	△□ △■ ▲■	△□	△□ △■ ▲■	△□	△■ ▲■ △□ ▲□	▲□ △■ △□ ▲■	△■ ▲□ △□ ▲■	↑
frisst ein bis zweimal	△□ △■ ▲■ ▲□	△□		△□	△□ ▲□	▲□ △■ ▲■	△□	
olfaktorische Kontrolle	△□ △■ ▲■ ▲□	△□	△□ △■ ▲■	△□	△■ △□		△□	

Abb. 3. Zeitliche Abfolge der Futterkontrollvarianten im Vierfachwahlversuch. Dreieck = Geruch; Quadrat = Form; weiß = vertraut; schwarz = unbekannt

Normalerweise fraß ein Tier pro Test nur einen unbekannten Futtertyp zum erstenmal; bis zur nächsten Neuannahme verstrichen mindestens drei Stunden — meist wesentlich mehr — und damit mindestens eine Wiederkauperiode. Von den 21 Fällen, in denen ich ein Tier beim erstmaligen Fressen eines unbekannten Futters (= Neuannahme) beobachtete, fanden nur deren zwei während des gleichen Tests (zeitlicher Abstand wenige Minuten) statt. Diese Ausnahme beobachtete ich bei der handzahmen Adultgeiß. Die Tatsache, daß jeweils pro Freßperiode nur ein unbekannter Futtertyp neuangenommen wird, könnte durch das „Long-delay-learning" zu erklären sein, wie es von Revusky und Garcia (1970) beschrieben wurde. Westoby (1974) vermutet infolge theoretischer Überlegungen folgenden Spezialfall des „Long-delay-learning" bei großen Grasfressern: Ein Tier, welches sehr viele verschiedene Pflanzenarten innerhalb kurzer Zeit aufnimmt, kann eine spätere negative Wirkung mit der Aufnahme eines bestimmten Nahrungstyps assoziieren, sofern das Tier während einer zeitlich begrenzten Freßaktivität nur einen einzigen neuen Typ frißt. Meine Daten scheinen auf diese Theorie hinzuweisen.

Rollen beim Testen von neuen Futtermitteln

In der künstlichen Situation der Futterwahlversuche entwickelten die beiden Partner meiner Versuchsgruppen zwei verschiedene Verhaltenstypen, obwohl sie bezüglich Futterangebot gleich behandelt wurden. Wie sich später zeigte, scheinen diese Verhaltenstypen den folgenden Kriterien zu genügen, welche u. a. von Hinde (1974) für die Abtrennung von Rollenverhalten gegenüber anderem Sozialverhalten genannt werden: 1. Unabhängigkeit des Verhaltenstyps vom Individuum, 2. Bezogenheit des Verhaltens auf den Partner. Einen Vorbehalt bezüglich der Verwendung des Rollenbegriffs in dieser Arbeit möchte ich allerdings anbringen, da sich meine Daten nur auf wenige Beobachtungen und ein Pilotexperiment mit wenigen Tieren beziehen.

Qualitative Beschreibung der beiden Verhaltenstypen

Ich beziehe die Begriffe aktiv und passiv in diesem Zusammenhang auf die Auseinandersetzung mit unbekanntem Futter. Die Tiere des aktiven Verhaltenstyps untersuchten — im Gegensatz zum passiven Typ — das Futter genauer, während längerer Zeitdauer und fraßen auch größere Mengen davon. Die Auseinandersetzung mit dem unbekannten Futter fand beim aktiven Tier weitgehend direkt statt und nicht vor-

Tabelle 3

Definition der rollentypischen Merkmale

aktiver Verhaltenstyp		passiver Verhaltenstyp	
Merkmal	Definition	Merkmal	Definition
nähert sich vor Partner dem Futter	nähert sich vor dem Partner einer der Wahlfutterstellen	nähert sich später dem Futter[1]	Die erste Annäherung an eine Wahlfutterstelle erfolgt im betreffenden Test später als beim Partner, oder gar keine Annäherung
frißt als erstes Tier	erstes Tier, das im betreffenden Test von einem Wahlfutter frißt	frißt später[1] oder nicht	erste Aufnahme vom Wahlfutter nach erster Aufnahme des Partners im betreffenden Test
frißt ausgiebig	frißt in mindestens drei Futteraufnahmen vom betreffenden Wahlfutter	frißt wenig oder nichts	frißt in höchstens zwei Futteraufnahmen vom betreffenden Wahlfutter
Freigeben der Futterstelle	Tier frißt bei einer der Wahlfutterstellen, (1) Partner nähert sich derselben Futterstelle, erstes Tier wendet sich ab oder geht weg (2), Partner kontrolliert oder frißt bei derselben Futterstelle. Von (1) bis (2) maximal 1 Minute	kein entsprechendes Merkmal beobachtet	
nähert sich dem Partner bei Wahlfutterstelle seltener[1]	das Tier nähert sich dem Partner, während dieser mit einem Wahlfutter beschäftigt ist, seltener als der passive Partner	nähert sich dem Partner bei Wahlfutterstelle häufiger[1]	Häufiger als der aktive Partner nähert sich dieses Tier dem Partner, während dieser mit einem Wahlfutter beschäftigt ist
seltener[1] außerhalb Nahbereich	Tier hält sich seltener außerhalb des Nahbereichs auf als der passive Partner	häufiger[1] außerhalb Nahbereich	Tier hält sich häufiger außerhalb des Nahbereichs auf als der Partner
frißt seltener[1] anderes als Wahlfutter	zeigt seltener als der passive Partner Freßverhalten, das nicht auf Wahlfutter bezogen ist	frißt häufiger[1] anderes als Wahlfutter	zeigt häufiger Freßverhalten, das nicht auf Wahlfutter bezogen ist, als der aktive Partner
$\frac{\text{awe + nä WF}}{\text{awe + weg}} \geq 1$	der Quotient zwischen a. sich von einer Wahlfutterstelle abwenden und sich spätestens im übernächsten Intervall einem anderen Wahlfutter zuwenden, und b. sich von einem Wahlfutter abwenden und sich mindestens während den folgenden 2 Intervallen (= 1/2 Minute) nicht mit einem Wahlfutter beschäftigen, ist größer als 1, d. h. das Tier geht von einer Wahlfutterstelle zur anderen ohne viel Ablenkungen	$\frac{\text{awe + nä WF}}{\text{awe + weg}} < 1$	der Quotient zwischen a. und b. ist kleiner als 1, d. h. das Tier läßt sich während der Wahl bzw. zwischen zwei Futterannäherungen leicht ablenken

[1] bezogen auf die Häufigkeit mit der dasselbe Merkmal beim Partner auftritt

wiegend in Abhängigkeit vom Partner. Dennoch bezog auch dieses Tier sein Verhalten stark auf den Partner; fast dauernd hielt es mindestens ein Sinnesorgan in dessen Richtung geöffnet. Näherte sich der passive Partner dem aktiven, gerade fressenden Tier, so unterbrach letzteres manchmal seine Freßtätigkeit, wandte den Kopf ab oder trat zwei bis drei Schritte zur Seite, wodurch die Futterstelle für den passiven Partner frei wurde (Freigabe der Futterstelle, Definition Tab. 3). Weitere Unterschiede, welche jedoch nur qualitativ festgestellt wurden, betrafen Konflikt- und Sicherungsverhalten: Die entsprechenden Verhaltenselemente traten in der Versuchssituation gehäuft, insgesamt jedoch bei beiden Verhaltenstypen etwa gleich oft auf, jedoch in anderen Zusammenhängen. Konfliktverhalten war beim aktiven Tier vor allem beim erwähnten Freigeben der Futterstelle zu beobachten oder wenn der Partner den Experimentierplatz verließ, während das aktive Tier am Fressen war. Ich interpretiere dies als Konflikt zwischen dem Wunsch, weiter zu fressen, und der Tendenz, sein Verhalten auf den Partner zu beziehen. Sicherungsverhalten trat beim aktiven Tier in ähnlichen Situationen wie außerhalb der Versuche auf.

Das Tier des passiven Verhaltenstyps fiel vor allem dadurch auf, daß es praktisch nie vom Versuchsfutter fraß. Ausführliche Kontrollen waren selten, kurze Kontrollen kamen jedoch häufig vor. Das passive Tier nahm — wohl als Umorientierung — häufig eher unbeliebte Nahrung aus der Umgebung der Versuchsfutterschalen auf, insbesondere Äsung, aber auch Schnee, Wasser etc. Dieses Verhalten lief in einem Extremfall sogar im Leerlauf ab: das Tier „trank" aus einer völlig leeren Wasserschüssel. Das passive Tier näherte sich häufig dem mit einem Versuchsfutter beschäftigten Partner, während sich das aktive Tier viel seltener dem mit einem Versuchsfutter beschäftigten passiven Tier näherte. Konfliktverhalten trat beim passiven Tier vor allem dann auf, wenn das Tier vermutlich fressen wollte (Hunger), aber aus unbekannten Gründen gehemmt war. Auf alltägliche Reize wie das Fallen von Laub oder vom Wind bewegte Zweige reagierte das passive Tier übermäßig mit Sicherungsverhalten.

Ein Pilotexperiment zum Rollenverhalten

Nach den beschriebenen Beobachtungen bildete ich folgende Hypothese: In der paarweisen Konfrontation von Rehkitzen mit der beschriebenen Futterwahlsituation kann eine Verhaltensaufteilung in zwei definierbare Rollen stattfinden; diese Rollen können bei anderer Paarzusammensetzung gewechselt werden, und sie unterscheiden sich vom Verhalten eines Einzeltieres in der gleichen Situation. Diese Hypothese wollte ich in einem Pilotexperiment etwas näher untersuchen. Dabei interessierten mich besonders folgende Fragen:

— Gibt es auch Rollentrennung, wenn man zwei vormals aktive bzw. vormals passive Tiere mit der Futterwahlsituation konfrontiert?
— Inwiefern ist das Verhalten der Tiere auf den Partner bezogen?
— Haben Unterschiede in der Vertrautheit mit der Umgebung oder mit den angebotenen Futtertypen einen Einfluß auf die Rollendifferenzierung?

Mein Pilotexperiment bestand aus zwei Partnertausch-Serien (PT 1 und PT 2), welche ich gleich wie F/G 2, also als Vierfach-Wahlversuche durchführte, jedoch bei veränderter Paarzusammensetzung. So konnte ich die bereits durchgeführten Serien (F/G 1 und F/G 2) zugleich als ersten Teil dieses Pilotexperimentes auswerten. Wie Tab. 4 zeigt, setzte ich in den Partnertausch-Serien möglichst viele weitere Tiere ein: zusätzlich ein Kitzpaar und ein Adultpaar. Zur Wahl bot ich wieder vier Versuchsfuttertypen, von denen den meisten Tieren zwei bekannt waren. Bei zwei Kitzpaaren stellte ich die Versuchsfuttertypen jedoch so zusammen, daß dem einen Partner deren zwei, dem anderen hingegen alle vier bekannt waren. Dadurch erhoffte ich einen Hinweis auf die Bedeutung der Futtervertrautheit bei der Rollendifferenzierung.

Tabelle 4

Aufteilung der Tiere in allen vier Testserien

Tier	mit Partner in			
	F/G 1	F/G 2	PT 1	PT 2
Julia (Ju)	Ju/De	Ju/De	Ju/Kö[1]	Ju[1]/Kö
Detlev (De)	De/Ju	De/Ju	De[1]/Kr	
Kreti (Kr)	Kr/Kö	Kr/Kö	Kr/De[1]	
Köbi (Kö)	Kö/Kr	Kö/Kr	Kö[1]/Ju	Kö/Ju[1]
Tina (Ti)	Ti/Pa	Ti/Pa		
Pablo (Pa)	Pa/Ti	Pa/Ti		
Kuno (Ku)			Ku/Mi	
Mika (Mi)			Mi/Ku	Mi/Bb
Babette (Bb) ad.			Bb/Ba	Bb/Mi
Bambola (Ba) ad.			Ba/Bb	
Piccola (Pi) ad.		Pi/Gu		
Gusti (Gu) ad.		Gu/Pi		
Mona (Mo) ad.		Mo/Al		
Alex (Al) ad.		Al/Mo		

F/G = Form-Geruch-Test, PT = Partnertausch-Test, ad. = adult
[1] Tiere, denen in der betreffenden Serie alle vier, während allen anderen Tieren nur zwei der Wahlfuttertypen bekannt waren.

Tabelle 5

Rollendifferenzierung in den vier Testserien

Tier	Partner	F/G 1	F/G 2	PT 1	PT 2
Julia[1]	Detlev	(aktiv)	aktiv[1]		
	Köbi			passiv[1]	unbestimmt
Detlev	Julia	(passiv)	passiv		
	Kreti			passiv	
Kreti[1]	Köbi	passiv[1]	unbestimmt		
	Detlev			aktiv[1]	
Köbi	Kreti	aktiv	(aktiv)		
	Julia			aktiv	(aktiv)
Tina	Pablo	(aktiv)	aktiv		
Pablo	Tina	(passiv)	passiv		
Kuno	Mika			passiv	
Mika	Kuno			aktiv	
	Babette				unbestimmt
Babette	Mika				(aktiv)
	Bambolo			aktiv	
Bambola	Babette			passiv	

Die in Klammern gesetzten Rollen bestanden nur nach der Tendenz

[1] vollständiger Rollenwechsel

Um bei der Auswertung eine klare Unterscheidung der beiden Verhaltenstypen vornehmen zu können, definierte ich sieben bzw. acht Verhaltensmerkmale (Tab. 3). Traten von diesen Merkmalen diejenigen des einen Verhaltenstyps signifikant häufiger auf als diejenigen des anderen Verhaltenstyps (Vorzeichentest, SIEGEL 1956), so bezeichnete ich das Tier im betreffenden Test als diesem Verhaltenstyp zugehörig. Waren während einer Serie à 10 Tests die aktiven Merkmale bei den Paarlingen signifikant verschieden häufig (Wilcoxon, Rangtest für Paardifferenzen, SIEGEL 1956), so bezeichnete ich das als Rollentrennung.

Resultate

In Tab. 5 sind alle Rollen, welche die Versuchstiere in den vier Testserien übernahmen, dargestellt. In den insgesamt zwölf Serien, welche mit 10 Tieren durchgeführt wurden, fand immer eine mehr oder weniger deutliche Verhaltensdifferenzierung statt; in sieben dieser Fälle konnte die Verhaltensdifferenzierung statistisch gesichert werden (s. oben).

Zweimal konnte ich einen vollständigen Rollenwechsel beobachten (Abb. 4 und 5). Diese beiden Fälle konnten statistisch durch das oben beschriebene Verfahren gesichert werden ($p < 0{,}01$). Mit diesen Fakten scheint mir der Beweis erbracht, daß die Tiere in der gegebenen Situation, je nach Partner, mit dem sie zusammenleben, die eine oder andere Rolle übernehmen können.

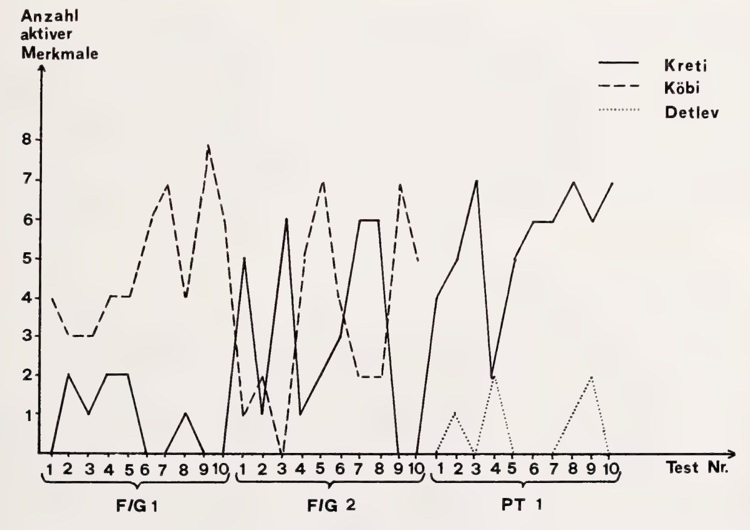


Abb. 4. Rollenwechsel bei Kreti: Anzahl aktiver Merkmale im Verlauf aller drei Testserien bei Kreti und ihrem jeweiligen Partner

Die beiden Paarlinge stimmen ihr Verhalten stark aufeinander ab. Diese Bezogenheit des Verhaltens zeigte sich insbesondere beim Vergleich der Reihenfolge der Annäherungen pro Futterstelle der beiden Paarlinge. Wie Tab. 6 verdeutlicht, ging vor allem das passive Tier sehr oft zu derjenigen Futterstelle, bei welcher der Partner noch beschäftigt war oder die er erst kurz zuvor verlassen hatte. In einem Falle wurden alle vier Futterstellen nacheinander zuerst vom aktiven Tier kontrolliert, dann (nach etwa 1/2 Minute) kontrollierte der passive Partner die vier Futterstellen in der genau gleichen Reihenfolge.

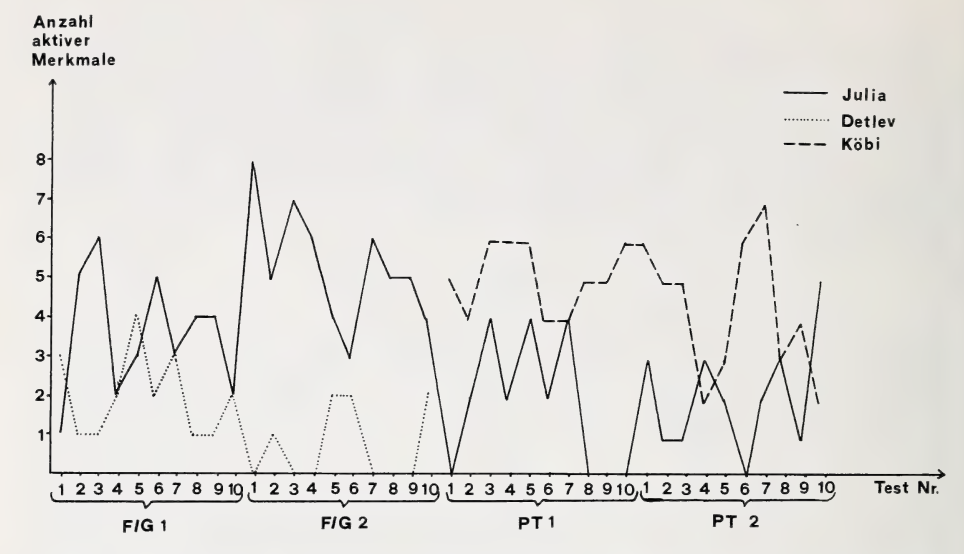


Abb. 5. Rollenwechsel bei Julia: Anzahl aktiver Merkmale im Verlauf aller vier Testserien bei Julia und ihrem jeweiligen Partner

Hinweise auf die Bedeutung der Vertrautheit — sowohl mit der Umgebung als auch mit den zur Wahl gebotenen Futtertypen — erhielt ich aus folgenden Beobachtungen: Bei einem Kitzpaar wurde F/G 1 in unbekanntem Gebiet, F/G 2 hingegen in vertrautem Gebiet durchgeführt. In F/G 1 übernahm nun das Tier (Kreti), welches im unbekannten Gebiet allgemein sehr unsicheres Verhalten zeigte, eindeutig die passive Rolle. Im vertrauten Gebiet in F/G 2 zeigte auch Kreti vereinzelt aktives Rollenverhalten (Abb. 4). Bei einem anderen Tier ließ sich parallel zu Änderungen in der Futtervertrautheit ein teilweiser Rollenwechsel beobachten (Abb. 5): Die vor-

Tabelle 6

Partnerbezogenes Verhalten in den Futterwahlversuchen F/G 1 und F/G 2

Tier	F/G 1			F/G 2		
	Annäherungen an Wahlfutter, total	davon partnerbezogen[1]		Annäherungen am Wahlfutter, total	davon partnerbezogen[1]	
		Anzahl	%		Anzahl	%
Julia (akt.)	52	15	29	45	4	9
Detlev (pass.)	53	19	36	25	11	44
Tina (akt.)	53	17	35	50	15	30
Pablo (pass.)	53	17	35	56	25	45
Köbi (akt.)	53	9	17	68	14	21
Kreti (pass.)	32	18	56	38	12	32

[1] Als partnerbezogene Annäherung an Wahlfutter wurde definiert: 1. Annäherung eines Tieres an ein Wahlfutter, mit dem bereits der Partner beschäftigt ist (d. h. davon frißt oder kontrolliert); 2. Annäherung des Tieres an ein Wahlfutter, mit dem sich der Partner zuletzt beschäftigte vor Weggang oder vor Zuwendung an das Wahlfutter, mit dem er noch beschäftigt ist; 3. Annäherung des Tieres an zwei oder mehr Futterstellen in der gleichen Reihenfolge, in der dieselben Futterstellen vorher im gleichen Test vom Partner besucht wurden.

mals aktive Julia wurde für die Serien PT 1 und PT 2 mit dem vormals ebenfalls aktiven Köbi zusammengebracht. Als in PT 1 Köbi mit allen vier Futtertypen vertraut war, Julia hingegen nur mit deren zwei, vollzog sich bei ihr ein deutlicher Rollenwechsel: sie wurde passiv. In PT 2, als Julia alle vier Futtertypen, Köbi aber nur deren zwei kannte, war auch bei Julia wieder teilweise aktives Rollenverhalten zu beobachten.

Diskussion

Bisher wurde kaum über den ethologischen Aspekt des Futterwahlproblems noch über Futterlernprozesse beim Reh gearbeitet. Entsprechend sind z. B. Anhaltspunkte über Vorkommen und Verlauf solcher Lernprozesse kaum vorhanden. Daher versuchte ich, meine Experimente möglichst offen zu konzipieren, so daß möglichst viele — auch unerwartete — Komponenten des Fragenkomplexes erkennbar werden konnten. Auch aufgrund vieler eigener Beobachtungen des Äs- und Freßverhaltens war es mir nicht möglich, vorauszusagen, wie sich die Gewöhnung an einen Futtertyp auf das Verhalten der Tiere bei der Wahl zwischen gewohnten und ungewohnten Futtertypen auswirken, und ob sich aufgrund der Gewöhnung an einen Futtertyp eine dauerhafte Präferenz ergeben würde.

Meine Experimente zeigten, daß keine dauerhaften Präferenzen aufgrund des Lernprozesses gebildet wurden. Hingegen lernten die Tiere in zeitlichen Abständen einen Futtertyp nach dem anderen erkennen und fressen, d. h. sie lernten die Verträglichkeit bzw. Unverträglichkeit des Futtertyps aufgrund dessen sensorischen Qualitäten erkennen. Daß die Tiere normalerweise während einer zeitlich begrenzten Freßperiode nur einen unbekannten Futtertyp erstmals fraßen, habe ich als Hinweis auf Westobys (1974) Theorie über „Long-delay-learning“ (Revusky und Garcia 1970) bei großen Grasfressern gewertet. Nach dieser Theorie frißt ein Tier pro Freßaktivität höchstens einen neuen Futtertyp, assoziiert eine später auftretende allfällige Schädigung mit demselben und wird den betreffenden Futtertyp in Zukunft meiden. Allerdings konnte ich in meiner Arbeit leider den funktionellen Aspekt dieser Theorie nicht überprüfen, da ausschließlich verträgliches Futter geboten wurde.

Aufgrund der Versuchsergebnisse sowie der Beobachtung, daß unbekannte Äsung aus der Umgebung anders als unbekannte Kunst- und Naßfuttertypen kontrolliert wurden, bildete ich folgende Hypothese: Rehe müssen nicht jedes Futter individuell erkennen lernen, sondern vor allem solche Futtertypen, an die eine kurzfristige Anpassung sinnvoll ist. Die Funktion der von mir induzierten und ähnlichen Lernprozesse sehe ich besonders in der Vermeidung schädlicher oder gar giftiger Futtermittel.

Gleichzeitig mit diesen individuellen Lernprozessen zeigte sich in der Versuchssituation eine Rollendifferenzierung, deren hervorstechendste Eigenschaft „ausgiebiges Fressen“ bzw. „Kaum-Fressen“ vom Versuchsfutter war. Auch dieses Phänomen könnte im Zusammenhang mit Futterlernprozessen stehen. Falls der passive Partner das neue Futter erst frißt, nachdem das aktive Tier das Futter ausführlich getestet hat und danach noch davon frißt, kann der passive die Gefahr einer Schädigung vermeiden. Der Unterschied der beiden Rollen bezüglich Futterkontrollen scheint diese Hypothese zu stützen. So läßt sich das ausführliche Kontrollverhalten des aktiven Tieres dadurch erklären, daß es auf eine möglichst vielseitige und genaue Untersuchung des Futters vor dem Fressen angewiesen ist, da es sich ja der Vergiftungsgefahr aussetzt. Für den passiven Partner hingegen genügt eine kurze Kontrolle, um das vom aktiven Tier gefressene Futter erkennen zu lernen, sofern es bei ihm nur darum geht, eine allfällige Schädigung des Partners mit dem betreffenden Futter zu assoziieren. So betrachtet wäre also die beobachtete Rollenteilung eine geeignete Methode zur Prüfung der Verträglichkeit unbekannten Futters bei Gefährdung mög-

lichst weniger Tiere. Es scheint mir einsichtig, daß ein derart komplexes System, das so direkt die Selbst- und Arterhaltung betrifft, nur sinnvoll ist, wenn es bei jeder Gruppe von Individuen funktioniert. So große Zuverlässigkeit wäre bei rein individuengebundenem Verhalten wohl kaum gewährleistet, beim überindividuellen Rollenverhalten kann sie eher erwartet werden.

Danksagung

Die Arbeit wurde als Teil eines Nationalfonds-Projektes der Abteilung Ethologie und Wildforschung des Zologischen Instituts der Universität Zürich realisiert (NF-Kredit Nr. 3 909 20). Sie stand unter der Leitung von Dr. B. Nievergelt und Prof. Dr. H. Kummer. Bezüglich Verhaltensdifferenzierung und Rollenwechsel wurde ich von U. Nagel beraten. Ein Teil der Versuchstiere wurde in Zusammenarbeit mit R. Wey von Hand aufgezogen. Wichtige Diskussionsbeiträge erhielt ich auch von Dr. D. Turner, Dr. H. J. Blankenhorn, Frau M. Voser und Herrn R. Anderegg. All diesen Personen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Zusammenfassung

In einem Freigehege untersuchte ich vor allem experimentell Futterlernprozesse bei acht Rehkitzen und sechs adulten Rehen.

Die Tiere wurden vorerst an einen Futtertyp mit bestimmter Form-Geruch-Kombination gewöhnt. Darauf wurden sie paarweise im Vierfach-Wahlversuch mit dem bekannten und drei davon nach Form und/oder Geruch abweichenden Futtertypen konfrontiert.

Resultate: 1. Die Tiere lernten einen Futtertyp nach dem anderen fressen, normalerweise pro Freßperiode nur einen neuen Typ. 2. Meist wurde zuerst der bekannte Typ, darauf derjenige mit bekanntem Geruch und unbekannter Form, dann der völlig unbekannte Futtertyp gefressen. 3. Vor der Neuannahme eines Futters traten verschiedene Varianten von Kontrollverhalten in bestimmter Reihenfolge auf. 4. Bei allen Versuchspaaren wurde eine Verhaltensaufteilung beobachtet, wobei meist nur ein Paarling von unbekannten Futtertypen fraß.

Die Hypothese, daß es sich dabei um Rollendifferenzierung handle, wurde in einem Pilotexperiment mit derselben Vierfach-Wahlsituation, jedoch anderer Paarzusammensetzung untersucht. Dadurch konnte in zwei Fällen ein Rollenwechsel herbeigeführt und somit dessen Möglichkeit bewiesen werden.

Literatur

Backhaus, D. (1959): Experimentelle Untersuchungen über Sehschärfe und Farbsehen bei Huftieren. Z. Tierpsychol. **16**, 445—467.

Backhaus, D. (1959): Experimentelle Prüfung des Farbsehvermögens einer Massai-Giraffe. Z. Tierpsychol. **16**, 468—477.

Giebel, H.-D. (1967): Visuelles Lernvermögen bei Einhufern. Zool. Jahrb. **67**, 487—520.

Hinde, R. A. (1974): Biological Bases of Human Social Behaviour. London: McGraw-Hill.

Kloetzli, F. (1965: Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizerischen Mittellandes. Bern: Hans Huber.

Reiher, E.-G. (1969): Sinnesphysiologische und lernpsychologische Untersuchungen an Schweinen. forma et functio **1**, 353—404.

Revusky, S.; Garcia, J. (1970): Learning Associations over Long Delays. In: The Psychology of Learning and Motivation. Ed. by G. H. Bowers. New York: Academic Press. Vol. 4.

Rochon-Davigneaud (1972): L'oeil et la vision. In: Traité de Zoologie. Anatomie systematique. Ed. by Grasse. Tome XVI, 666—672.

Sevenster, P. (1968): Motivation and Learning in Sticklebacks. In: The Central Nervous System and Fish Behaviour. Ed. by D. Ingle. London.

Siegel, S. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. London: McGraw-Hill.

Voser, M.; Nievergelt, B. (1975): Das Futterwahlverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier. Z. Jagdwiss. **21**, 197—215.

Westoby, M. (1974): An Analysis of Diet Selection by large Generalists Herbivores. The American Naturalist **108**, 290—304.

Anschrift der Verfasserin: Helen Müri, Zoologisches Institut der Universität Zürich, Abt. Ethologie und Wildforschung, Birchstraße 95, CH-8050 Zürich

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Die Knoten am Bockgehörn von Bezoarziege und Alpensteinbock (*Capra a. aegagrus* und *Capra ibex*)

Von B. Nievergelt

Eingang des Ms. 9. 11. 1977

Bei den meisten Vertretern der Gattung *Capra* finden sich auf der Frontalseite der Bockgehörne Knoten oder Schmuckwülste. Die Form dieser Knoten ist bei *Capra aegagrus* schmal-länglich, bei *Capra ibex* quer und wulstig. Unter anderen haben die folgenden Autoren darauf hingewiesen: Heck (1972), Haltenorth (1963), Herre und Röhrs (1955), Kesper (1953). In der vorliegenden Mitteilung geht es darum, Entstehung und Anordnung der Knoten der „*Aegagrus*"-Hörner zu beschreiben und sie dabei den „*Ibex*"-Hörnern gegenüberzustellen. Als *Aegagrus*hörner seien hier die Stirnwaffen der Bezoarziege (*Capra aegagrus* Erxleben, 1777), als *Ibex*hörner jene des Steinbocks bezeichnet (*Capra ibex* L., 1758, samt Unterarten gemäß Klassifikation von Haltenorth 1963, zum Beispiel *C. i. ibex, C. i. sibirica, C. i. nubiana, C. i. walie*). Ich stütze mich im folgenden auf Feldbeobachtungen an freilebenden Tieren der Unterarten *C. a. aegagrus* im Iran und *C. i. ibex* in den Schweizer Alpen sowie auf zahlreiche Messungen an Bockgehörnen verschiedener Unterarten.

Für die Knoten der *Aegagrus*hörner ist neben der erwähnten, allgemein länglichen Form bemerkenswert, daß sie stets auf Jahrringgrenzen liegen, dort aber nur zum Teil vorhanden bzw. uneinheitlich ausgeformt sind (vgl. Abb. 1 und 2). Beim Messen von Jahreszuwachsen fiel mir auf, daß im jeweils zuletzt gebildeten, basisnächsten Teil des Hornes verhältnismäßig selten Knoten sichtbar waren. Bei einer Stichprobe an 40 Gehörnen von Böcken unterschiedlichen Alters zeichnete ich deshalb die genaue Ausbildung der Knoten nach. Daraufhin prüfte ich, inwiefern bei

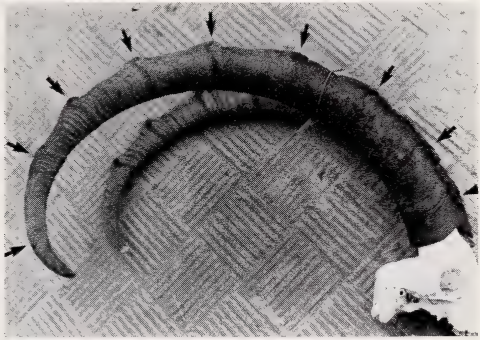



Abb. 1. Gehörne von *C. a. aegagrus* aus Kerman (links) und Zangan, West-Albors (rechts) im Iran. Die beiden Gehörne stammen von einem $5^1/_2$- und einem $9^1/_2$jährig gewordenen Bock, die am 26. 9. 1972 resp. 21. 9. 1972 erlegt worden waren. Deutlich ist zu erkennen, daß die Knoten bei den auf der Fotografie erkennbaren und mit Pfeilen bezeichneten Jahrringgrenzen liegen, im basalen Hornteil jedoch noch nicht ausgeformt sind.

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 187—190

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Abb. 2. Ca. 9½jähriger Bock *(C. i. ibex)* aus dem Safiental, aufgenommen im Sommer 1969. Die Knoten liegen zwischen den Jahrringgrenzen und fehlen im basalen, zuletzt geschobenen Teil des Hornes ganz

den Jahrringgrenzen, von der Basis her gezählt, Knoten ausgebildet waren. Der Befund ist in der Tabelle 1 dargestellt. In der Tabelle wurde die über dem letzten Jahreszuwachs gelegene Jahrringgrenze als erster Ring bezeichnet, es handelt sich um die basalste proximal und distal von einem Jahreszuwachs eingefaßte Jahrringgrenze. Es geht hervor: die Knoten sind mehrheitlich erst vom dritten Ring an ausgebildet; sie entstehen somit sekundär, nachdem der entsprechende Hornabschnitt bereits in Funktion ist. Offenbar werden die zwischen den Zuwachsgrenzen liegenden Stücke der schmalen Hornvorderkante herausgebrochen oder abgetragen. Im Gegensatz dazu werden bei den *Ibex*hörnern die Knoten direkt an der Hornbasis gebildet und fertig ausgeformt aus der Stirnhaut geschoben (vgl. Hediger 1951).

Tabelle 1

Ausbildungsgrad der Knoten bei 40 geprüften *Aegagrus*hörnern, je nachdem, bei welcher Jahrringgrenze die entstehenden Knoten liegen

Jahrringgrenzen von der Basis der Hornschlaufen her gezählt	Kein Knoten sichtbar	Knoten andeutungsweise erkennbar	Knoten deutlich ausgeformt
erster Ring	39	1	0
zweiter Ring	19	13	8
dritter Ring	7	5	28
vierter Ring	4	2	34

Die Kriterien der in der Tabelle 2 erfaßten Gegenüberstellung zielen darauf ab, Unterschiede zwischen den beiden Vertretern deutlich werden zu lassen. Unter den morphologischen Gesichtspunkten wird ausschließlich die Scheide des Gehörns, der eigentliche Hornteil berücksichtigt, nicht dagegen der Knochenzapfen oder andere Schädelmerkmale.

Ausgehend davon, daß die Knoten beim *Aegagrus*horn stets den Jahrringgrenzen aufsitzen und sekundär entstehen, vermute ich, daß das zu Beginn und am Ende der Zuwachsperiode gebildete Hornmaterial widerstandsfähiger, evtl. dichter oder härter ist. Mit dieser Annahme läßt sich die Entstehung der Knoten so deuten, daß das weichere, außerdem rascher gewachsene Hornmaterial zwischen den Jahrringgrenzen beim Gebrauch der Hörner vorzugsweise „erodiert" wird. Die Knoten bei den *Aegagrus*- und *Ibex*hörnern können aus dieser Sicht nicht als gleichartige Gebilde betrachtet werden.

Tabelle 2

Vergleich von Gehörnform und Knoten bei *C. a. aegagrus* und *Capra i. ibex*

	C. a. aegagrus (vgl. Abb. 1)	*C. i. ibex* (weitgehend gültig ebenfalls für *C. i. sibirica, nubiana, walie,* etc., vgl. Abb. 2)
Gehörnquerschnitt	länglich oval bzw. flach zitronenförmig mit schmaler, leistenartiger Vorderkante	dreieckig bis viereckig mit vornliegender Breitkante
Knotenform	länglich, in der Richtung der Hornachse verlaufend; unregelmäßig in der Länge, z. T. trapezförmig oder spitz	quer zur Hornrichtung, sauber herausgebildeter Querwulst
Lage der Knoten mit Bezug auf die Jahrringgrenzen (Zuwachsgrenzen)	Knoten stets auf der Jahrringgrenze gelegen	Knoten stets zwischen den Jahrringgrenzen. Gegen das Ende der Zuwachsperiode entstehende Knoten werden oft schmaler ausgebildet, ihre normale Ausformung scheint durch das verlangsamte Hornwachstum im Herbst gestoppt (vgl. auch Koch 1937, p. 39)
Anzahl der Knoten, Regelmäßigkeit und Zeitpunkt der Bildung	Erscheinen auf dem Hornbogen locker verteilt. Die Knoten entstehen sekundär, indem offenbar die zwischen den Zuwachsgrenzen liegenden Stücke der schmalen Vorderkante herausgebrochen oder abgetragen werden.	Entstehen in engeren zumeist regelmäßigen Abständen; in den meisten Freikolonien von *C. i. ibex* werden zwischen dem zweiten und ca. 7. Lebensjahr der Böcke die kräftigsten Knoten gebildet: im Mittel zwei pro Jahreszuwachs. Die Knoten werden direkt an der Hornbasis gebildet. Im Alter unterbleibt eine eigentliche Knotenbildung

Die Tatsache, daß bei *Capra aegagrus* die Knoten den Jahrringgrenzen aufsitzen, erleichtert es dem Feldbeobachter, das Alter freilebender Tiere zu schätzen, werden doch die zu zählenden Jahrringe durch die Knoten gleichsam artikuliert. Die Jahrringe bzw. Jahrringgrenzen sind damit rascher erkennbar.

Danksagung

Die Arbeiten im Iran wurden ausgeführt im Rahmen einer Naturschutzmission im Auftrag des Dienstes für Technische Zusammenarbeit des Eidg. Politischen Departementes. Das Department of the Environment in Teheran und sein früherer Direktor, Herr Eskandar Firouz, unterstützten die Studien maßgeblich.

Literatur

Haltenorth, Th. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla I (18), 1—167. Handb. d. Zool. Berlin.

Heck, H. (1972): Steinböcke und Wildziegen. Milu (Leipzig) **3**, 351—370.

Hediger, H. (1951): Jagdzoologie — auch für Nichtjäger. Basel: F. Reinhardt.

Herre, W.; Röhrs, M. (1955): Über die Formenmannigfaltigkeit des Gehörns der Caprini Simpson, 1945. Zool. Garten (NF) **22**, 85—110.

Kesper, K. (1953): Phylogenetische und entwicklungsgeschichtliche Studien an den Gattungen *Capra* und *Ovis*. Diss. Univ. Kiel.
Koch, W. (1937): Das Gehörn des Steinbockes (*Capra sibirica* Meyer). Abt. Bayerische Akad. d. Wissenschaften, N. F., H. 43.

Anschrift des Verfassers: Dr. Bernhard Nievergelt, Ethologie und Wildforschung, Zoologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Birchstraße 95, CH-8050 Zürich

BUCHBESPRECHUNGEN

Teichert, M.: **Tierreste aus dem germanischen Opfermoor bei Oberdorla.** Museum für Ur- und Frühgeschichte Thüringens. Weimar 1974. 263 S., Maschinentext, 209 Tab., 39 Diagramme, 40 Taf. in gesondertem Tafelteil.

Den latène- bis spätkaiserzeitlichen Funden aus Oberdorla (4575 Wirbeltierreste) kommt erhebliche Bedeutung zu: Es handelt sich hierbei um Reste aus einem Opfermoor, die ganz anders zu bewerten sind als Knochenfunde aus Siedlungsgrabungen, welche die häufigste Materialgrundlage des Archäozoologen darstellen.

Die mit der Kulturgeschichte im engeren Sinne in Zusammenhang stehenden Fragestellungen an ein solches Material beziehen sich unter anderem auf die geopferten Tierarten, deren Alter und Geschlecht sowie die geopferten Körperteile. Hieraus können sich wichtige Schlußfolgerungen ergeben. Aber auch für den Haustierkundler und Zoologen ist ein solches Material besonders wertvoll: Es kann überprüft werden, ob Unterschiede bezüglich Arten- und Individuenzahl zu zeitgleichen Siedlungen bestehen. Der gute Erhaltungszustand und der geringe Zerschlagungsgrad der Knochen erlauben eine gründliche metrische Analyse, welche nicht nur Auskunft über Größe und Variabilität der untersuchten Tierbestände selbst gestattet, sondern auch Vergleiche mit anderen zeitgleichen Beständen ermöglicht. Die relativ umfangreichen Wildtierreste von Oberdorla schließlich gewähren einen Einblick in die Fauna jenes Ortes zu jener Zeit.

Der Autor hat nach diesen Gesichtspunkten das Material gründlich untersucht. Jede Art ist einzeln dargestellt, wobei die Haustiere, denen knapp 83 % der Funde zuzuordnen sind, besonders ausführlich behandelt worden sind. Zahlreiche Tabellen und Diagramme veranschaulichen die ermittelten Sachverhalte. Eine kulturgeschichtliche Bewertung schließt die Arbeit ab. Zu erwähnen ist der Anhang mit den Einzelmaßen, die eine wichtige Vergleichsgrundlage für zukünftige Untersuchungen darstellen sowie der Tafelteil, in welchem insbesondere zahlreiche Schädel fotografisch dokumentiert sind. D. Heinrich, Kiel

Tinbergen, N.: **Das Tier in seiner Welt.** Freilandstudien. Aus dem Englischen v. A. Koehler. München u. Zürich: R. Piper & Co. 1977. 372 S., DM 38,–.

Das Buch enthält eine Auswahl von zehn wissenschaftlichen Arbeiten des Autors aus den Jahren 1932 bis 1967, die ihm geeignet erschienen, der wachsenden Zahl ethologisch interessierter Leser Einblick in Fragestellungen, Arbeitsweisen und Ergebnisse der Verhaltensforschung zu geben. In Teil I — Beobachten und Deuten — wird zunächst am Beispiel von Ausdrucksstudien an verschiedenen Möwen die Methodik vergleichender Verhaltensbeobachtungen dargestellt. In einer Einführung wird auf die Bedeutung derartiger Untersuchungen zur Klärung biologischer, insbesondere stammesgeschichtlicher Zusammenhänge hingewiesen. Teil II — Freilandversuche — enthält Veröffentlichungen des Autors über die Nah- und Fernorientierung sowie den Beutefang des Bienenwolfes und die Balz des Samtfalters. In drei weiteren Arbeiten wird das Verhalten der Lachmöwe hinsichtlich ihrer Reaktionen

auf Eischalen und Attrapen beschrieben. Die Untersuchungen über die Vorratskammern des Rotfuchses und das „Abstandhalten als Schutz vor Feinden“ sind am Schluß des Buches wiedergegeben. Mit dem Nachdruck dieser Veröffentlichungen sollen die Möglichkeiten aufgezeigt werden, ethologische Studien im Freiland durchzuführen und experimentell zu überprüfen, um die Bedeutung dieser in jüngerer Zeit vernachlässigten Arbeitsweise herauszustellen.

R. Löhmer, Hannover

Leuthold, W.: **African Ungulates.** A Comparative Review of Their Ethology and Behavioral Ecology. Zoophysiology and Ecology, Vol. 8. Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1977. XIII, 307 S., 55 Abb., 7 Tabellen. DM 72,–.

Afrika besitzt eine außerordentlich formenreiche Huftierfauna, deren Erforschung unter verschiedenen Aspekten noch keineswegs abgeschlossen ist. In den letzten Jahrzehnten haben zunehmend ökologische und ethologische Untersuchungen besonderes Interesse gefunden, zumal solche Analysen wichtige Grundlagen für den Naturschutz liefern, insbesondere auch für die sachgerechte Einrichtung von Schutzgebieten. Es sind bis heute eine Fülle von Einzelarbeiten zum Verhalten afrikanischer Huftiere erschienen. Es ist daher sehr zu begrüßen, daß jetzt eine zusammenfassende Darstellung vorgelegt wird, von einem Autor, der selbst über reiche Erfahrungen in der Arbeit mit freilebenden afrikanischen Huftieren verfügt.

Nach kurzer Einführung in die afrikanischen Lebensräume und die afrikanische Huftierfauna (Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla) wird ein Abriß der Geschichte und Methodik der Arbeiten über das Verhalten afrikanischer Huftiere gegeben. Der erste Teil des Buches schließt mit einem Überblick über die Nationalparks und Wildschutzgebiete in Afrika. Die Darstellung gliedert sich dann in 4 Hauptabschnitte, die jeweils in mehrere Kapitel unterteilt sind. Die Hauptabschnitte sind: Vergleichende Betrachtung des nichtsozialen Verhaltens, Sozialverhalten, Soziale Organisation sowie Verhalten und ökologische Anpassung. Schriftenverzeichnis und Index beschließen den Band.

Der Autor hat in dem vorliegenden Buch eine Fülle von Einzelbeobachtungen kritisch zu einer Gesamtschau zusammengefaßt, wobei die Besonderheiten der einzelnen Arten durchaus Berücksichtigung finden. Dieses Werk wird nicht nur für jeden unentbehrlich sein, der sich mit ethologischen Fragestellungen bei Huftieren befaßt, es wird darüber hinaus für alle, die an afrikanischen Huftieren interessiert sind, eine Quelle vielfältiger Information sein.

H. Bohlken, Kiel

Reichholf, J.: **Tierfamilien.** Leben — Überleben. Einführung von Heinz Sielmann. Stuttgart—Zürich: Belser-Verlag 1977. 224 S., 150 Abb., DM 68,–.

Der dritte Band in einer Reihe von Natursachbüchern des Belser-Verlages ist den Säugetieren gewidmet. Nach einer Einleitung von Heinz Sielmann werden in einem einführenden Kapitel (Die Säugetiere — ihr Leben und ihre Umwelt) zunächst einige Besonderheiten der Säugetiere (Wärmeregulation, Jungenaufzucht, Sinnesleistungen) erläutert, dann allgemeine Grundzüge der Ökologie und schließlich die Lebensräume der gemäßigten Zonen besprochen. Die folgenden drei Hauptabschnitte befassen sich jeweils mit großen Ökosystemen und der Rolle der Säugetiere in diesen Lebensräumen (Meer und Strand — Flüsse und Seen; Tropische Regenwälder — Savannen und Steppen; Wüsten aus Sand und Eis). Jedes dieser Kapitel beginnt mit einer Darstellung der ökologischen Bedingungen des Lebensraumes und zeigt dann an ausgewählten Beispielen die Anpassungen der Säugetiere an diese Bedingungen auf. Dabei werden nicht nur anatomische und physiologische Merkmale berücksichtigt, sondern auch Verhaltensweisen, insbesondere das Sozialverhalten. Das 5. Kapitel (Bedrohte Paradiese) behandelt Probleme des Naturschutzes und die Gefährdung der Großlebensräume (Sahel-Katastrophe; Amazonaserschließung).

Der abschließende Hauptabschnitt (Soziobiologie) ist schließlich ganz dem Sozialverhalten gewidmet. Bei einer derartigen Stoffülle ist es nicht verwunderlich, wenn der Fachmann an der einen oder anderen Stelle Bedenken anmelden wird. Dabei ist allerdings zu beachten, daß dieses Buch kein Lehrbuch sein will, sondern eine allgemein verständliche Einführung in komplizierte ökologische Zusammenhänge. Diesem Ziel wird der Text sicher gerecht, hervorragend unterstützt durch die Abbildungen. Jedem Kapitel ist ein Bildteil vorangestellt mit beeindruckenden Farbbildern der Biotope und der Säugetiere in ihrem Lebensraum. So ist das Buch insgesamt sicher gut geeignet, das Verständnis für die Säugetiere und für die Erhaltung ihrer und unserer Umwelt zu fördern.

H. Bohlken, Kiel

Corbet, G. B.; Southern, H. N. (eds.): **The Handbook of British Mammals.** 2nd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1977. 520 pp., 184 figs., 39 tables, £ 9.75.

In dieser 2. Auflage des „Handbook of British Mammals" legt die „Mammal Society" eine übersichtliche und umfassende Beschreibung über Vorkommen, Verbreitung und Biologie der Säugetiere auf den Britischen Inseln vor. Seit der 1. Auflage von 1964 ist eine Fülle von neuen Informationen hinzugekommen. In einem einführenden Kapitel wird zusammenfassend über die wichtigsten Ergebnisse dieser Zeitspanne in Ökologie, Ethologie, Populationsdynamik, Genetik und Verbreitung berichtet. Es folgt eine Auflistung der Arten. Neben den einheimischen Formen sind auch eingebürgerte und verwilderte (u. a. *Macropus rufogriseus, Sciurus carolinensis, Myocastor coypus, Mustela vision, Muntiacus reevesi, Hydropotes inermis*) sowie domestizierte Spezies erfaßt; gleichermaßen unsichere, mit Vorkommen nicht eindeutig belegte Arten und solche, welche nur gelegentlich vorkommen (einige Chiropteren, Cetaceen und Pinnipedier). Für die einzelnen Arten werden Angaben gemacht zu Nomenklatur, Erkennung, Aussehen, Maßen, Verbreitung, Variation, Habitat, Verhalten, Nahrung, Fortpflanzung, Populationsstruktur, Feinde und Sterblichkeit, Parasiten und Krankheiten. Die Ausführungen sind durch Fotografien, Habitus- und Detailzeichnungen sowie Verbreitungskarten belegt. Die Arten werden von jeweils einem Autor bearbeitet.

Obwohl vorwiegend an britische Forscher addressiert, wird das Interesse aller Säugetierkundler an diesem Buch groß sein.

D. Kruska, Hannover

Nachtsheim, H.; Stengel, H.: **Vom Wildtier zum Haustier.** 3. neubearb. Aufl. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1977. 156 S., 76 Abb., 10 Tab. DM 38,–.

Einleitend wird die Problematik der Domestikation kurz dargestellt. Es folgen Kapitel über „Natürliche und künstliche Zuchtwahl" sowie „Modifikation, Mutation und Kombination", welche für das Verständnis von Domestikationsabläufen besonders wichtig sind.

Die Verfasser schildern dann die Abstammung der Haustiere und Domestikationsänderungen, hierbei gehen sie vor allem auf Wandlungen der Körperform, des Schädels, der Körperdecke und der Färbung ein. Einen ausführlichen Anteil nimmt die Domestikation des Kaninchens ein. Das Wildkaninchen wird eingehend beschrieben, die Haustierwerdung ausführlich dargestellt, besonders aber die Entwicklung der verschiedenen Kaninchenrassen. Hier sind besonders hervorzuheben die gründlichen genetischen Analysen. Weitere Kapitel beschäftigen sich mit dem Entstehen von Erbleiden bei Haustieren und deren Bekämpfung sowie mit dem Problem der Verwilderung.

Die Verfasser haben ihre Arbeiten anschaulich und übersichtlich dargestellt.

M. Röhrs, Hannover

Bertsch, A.: **In Trockenheit und Kälte.** Anpassung an extreme Lebensbedingungen. Dynamische Biologie, Bd. 6. Ravensburg: Otto Maier Verlag 1977. 144 S., 93 tls. farb. Abb., DM 26,–.

Das vorliegende Buch ist in der von Eberhard Weismann und Andreas Bertsch herausgegebenen populär-wissenschaftlichen Sachbuchreihe als 6. Band erschienen. Die Reihe wendet sich vorzugsweise an Lehrer und Schüler, der Text muß daher allgemein verständlich sein. Diese Forderung erfüllt in bester Weise auch dieser Band, wobei die textliche Darstellung durch instruktive Abbildungen gut unterstützt wird. Behandelt werden die Anpassungen von Pflanzen und Tieren an extreme Lebensbedingungen, besonders in arktischen Lebensräumen und in Wüsten. Dabei werden nicht nur morphologische, sondern auch physiologische Anpassungen anschaulich dargestellt. Unter den Tierarten, die beispielhaft behandelt werden, sind auch einige Säugetiere (Robben, Eisbär, Kamel) ausführlich berücksichtigt.

H. Bohlken, Kiel

Mammalia depicta

Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde", hrsg. von Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover.

„Mammalia depicta" ist eine Monographien-Serie über Säugetiere. Sie soll dazu beitragen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander verwandter Formen vorgelegt. Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Hefte mit einem Nachlaß von 20 %.

1. Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

(*Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. Bernhard Nievergelt, Zürich. 1966. 85 Seiten, 40 Abb., 13 Tab. Kart. 20,— DM.

2. Der Blaubock

(*Hippotragus leucophaeus* Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. Erna Mohr. 1967. 81 Seiten, 53 Abb., 5 Tab. Kart. 32,— DM.

3. Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistozäns. Von Dr. Eitan Tchernow, Jerusalem. 1968. 152 Seiten, 130 Abb., und Diagramme, 40 Tab. Text in Englisch. Kart. 52,— DM.

4. Das Sozialverhalten des Rehes

(*Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. Fred Kurt, Zürich. Eine 2., neubearb. Aufl. ist geplant. Ca. 102 Seiten, ca. 30 Abb., ca. 22 Tab. Kart.

5. Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros

(*Diceros bicornis* L.). A Field Study. Von Prof. Dr. Rudolf Schenkel, Basel, und Dr. Lotte Schenkel-Hulliger, Basel. 1969. 101 Seiten, 26 Abb., 7 Tab. Text in Englisch. Kart. 28,— DM.

6. The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park

(*Redunca arundinum* Boddaert, 1785). Von Dr. Hartmut Jungius, Kiel. 1971. 106 Seiten, 32 Abb., 20 Tab. Text in Englisch. Kart. 34,— DM.

7. The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin

(*Kobus ellipsiprymnus* Ogilby, 1833). Von Harry J. Herbert, Dett/Rhodesia. 1972. 68 Seiten, 36 Abb., 15 Tab. Text in Englisch. Kart. 34,— DM.

8. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft

dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Von Dr. Kurt Eiberle, Zürich. 1972. 65 Seiten, 11 Abb., 4 Tab. Kart. 28,— DM.

9. Zur Biologie des Damwildes

(*Cervus dama* Linné, 1758). Von Dr. Günter Heidemann, Kiel. 1973. 95 Seiten, 27 Abb., 4 Tab. Kart. 36,— DM.

10. Ökologie und Verhalten des Banteng *(Bos javanicus)* in Java

Eine Feldstudie. Von Dr. Ulrich Halder, Basel. 1976. 124 Seiten, 85 Abb., 20 Tab. Kart. 54,— DM.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Vol. 43 (4), 193-248, 1978 ISSN 0044-3468





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 4, 193—248
ASTM-Coden: ZSAEA7 43 (4), 193—248 (1978)

Mit einer Beilage des Gustav Fischer Verlages und drei Beilagen des Verlages Paul Parey

Palatal ridges as an epigenetic marker in *Rattus rattus* and *Rattus exulans* populations

By M. Temme and W. B. Jackson

Environmental Studies Center, Bowling Green State University, Bowling Green, Ohio

Receipt of Ms. 10. 3. 1978

Abstract

Palatal ridges of 240 roof rats *(Rattus rattus)*, 236 Polynesian rats *(Rattus exulans)* from the Enewetak Atoll, Marshall Islands, and 22 roof rats *(R. rattus)* from the Galápagos Islands were examined to test the feasibility of using these characteristic patterns as an epigenetic marker to separate rat populations. The "mean divergence" was calculated for seven major palatal ridge characters.

Large homogeneous rat samples from Enewetak Atoll, served as "indicator" populations for determining the strength of this technique. It was concluded that this statistic reflected theoretical assumption of similarity between neighboring islet populations and greater distinctiveness of populations farther apart. It was further hypothesized that deformations of diastemal ridges found in some Polynesian rat populations might be due to radiation effects and that founder effect is present on two small islets of the Galápagos Islands.

Introduction

Nonmetrical, or discontinuous, characters, such as the absence or presence of such skeletal variants as accessory foramina or sutures, have been applied to describe variations at the population level (Brothwell 1958; Berry 1963, 1964, 1968, 1970; Berry and Searle 1963; Berry and Berry 1967; Patton et al. 1975). Epigenetic variants, which are expressions of genes affecting development, can reflect heritable differences among populations (Berry and Berry 1967). Application of these techniques to rodent populations has been made by Berry (1964, 1970), Grüneberg et al. (1966), and Patton et al. (1975). Island populations are especially amenable to this approach because of their separation and confinement.

A rather unfamiliar example of such an epigenetic feature in rodents is the palatal ridge (Rugae palatinae) pattern. Palatal ridges, a peculiar mammalian feature, received early anatomic attention (Cuvier 1845; Milne-Ewards 1860; Gegenbaur 1878; Harrison 1888; Kolenati 1860; Robin 1881; Linton 1905; Retzius 1906; Andersen 1912). More recently Eisentraut (1969, 1975a, b) incorporated palatal ridge features into identification criteria and in phylogenetic considerations of West African Murids and Sciurids. Eisentraut provided detailed descriptions, including numerous figures of palatal ridge morphology in about 530 species of 117 mammalian families. Marshall (1972) also attempted to use palatal ridges in the difficult task of classifying Asian rodents.

Eisentraut (1969, 1976) pointed out that the morphology of palatal ridges may become a useful taxonomic and phylogenetic aid, although his results did not meet such expectations fully. Interspecific and intraspecific variations are great, and overlapping of pattern requires analysis of large samples.

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0193$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 193—203

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

A detailed description of intra- and interspecific variation in palatal ridges of over 500 Norway rats *(Rattus norvegicus)* from 26 major U.S. cities, 52 rice-field rats *(R. argentiventer)* and a few specimens of less common rodents *(R. everetti, R. adustus, R. losea)* from tropical Asia is given by Temme (1977). He attempted also to assess the validity of palatal ridges of *Rattus* as a taxonomic aid and described variations on the population level. This paper deals with epigenetic variation of populations of roof rats *(R. rattus)* and Polynesian rats *(R. exulans)* from Enewetak Atoll, Marshall Islands and *R. rattus* from the Galápagos Islands.

Material and methods

Specimens of roof rats (n = 240) and Polynesian rats (n = 236) were caught in single trapping episodes on several islets at Enewetak Atoll (Fig. 1) in March 1977. Two samples of *R. rattus* were obtained in January 1977 from the two islets Eden (n = 10) and Sombrero Chino (n = 12) of the Galápagos Islands (Fig. 2). The animals were decapitated and their heads preserved in 10 % formalin. Later the heads were boiled in water and the flesh removed superficially; the palatal ridges remained in the skull.

All palatal ridges were examined under a dissecting scope and their configuration classified in accordance with established four attributes for each of the five intermolar ridges. Special attention was given to aberrant ridge patterns. These specimen characteristics often were drawn, and many were photographed. All skulls and their palatal ridges were checked and scored independently five times at different time intervals to ensure maximum

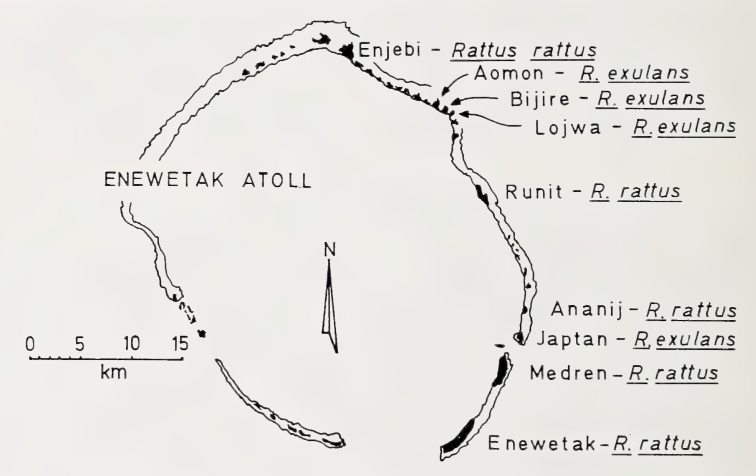


Fig. 1. Islets at Enewetak Atoll, Marshall Islands, on which rat populations were sampled

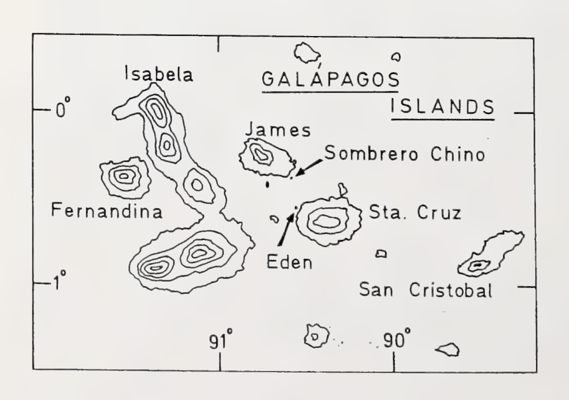


Fig. 2. Localities of roof rat *(R. rattus)* populations in Galápagos Islands sampled

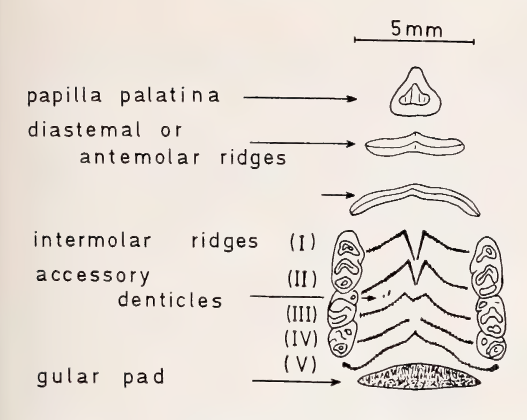


Fig. 3. Nomenclature of palatal ridges. This schematic example shows a typical and regular pattern in a roof rat *(Rattus rattus)*

objectivity in determining features. It could not be claimed that uniformity in scoring could be always achieved by different workers, but one experienced individual achieved consistent results.

Establishing palatal ridge attributes and devising a nomenclature of descriptive and qualitative terms was desirable (Fig. 3). As suggested by BARBEHENN (personal communication), botanical terms, as they are used to describe configurations of leaf margins, seemed to be most appropriate and therefore are introduced here (Table 1). The character statements given here apply to the *Rattus* group but probably could be modified for other mammal orders and genera.

Statistical analysis

The utilization of large samples from discrete populations in the study of palatal ridges of rodents, has not occurred before. A non-metrical approach, utilizing ridge attributes, which could be considered epigenetic characters, was directed at obtaining a measure of divergence, following the procedures applied by BERRY (1963, 1964, 1968) and BERRY (1967).

Each of the five intermolar ridges was classified into four character statements and attributes; dichotomous decisions were made for each ridge. For example, whether the ridges were closed or clefted mid-ventrally was a specific concern for ridges I, II and III; ridges IV and V were scored in accordance with their shape. The presence or absence of accessory denticles and additional ridges also was noted. Each animal was scored for seven data points, and the incidence of each character in each population was determined.

Distinctiveness between two populations was measured by the mean measure of divergence, which is expressed as:

$$\Sigma\ (\Theta_1 - \Theta_2)^2 - (1/n_1 + 1/n_2)/N$$

where:

Θ = angular transformation of the percentage incidence (p) for any character (in radians) such that $\Theta - \sin^{-1}(1 - 2p)$
n = sample size of the respective population
N = number of characters (= 7) taken

According to BERRY and BERRY (1967), this formula has the advantage over the more common angular transformation ($\Theta = \sin^{-1}\sqrt{p}$ in degrees) in that the variance of Θ in sample of size n is almost 1/n independently of the value of n, instead of 820.7/n.

Because Θ has the variance 1/n, this formula has the additional property that $\Theta_1 - \Theta_2$ has variance $1 - n_1 + 1/n_2 = V$. With one degree of freedom, $(\Theta_1 - \Theta_2)^2/V$ will be approximately distributed as χ^2 and significant at the 0.05 probability level if it is greater than 3 V; at the 0.01 level, if it is greater than 6 V. An estimate of the standard deviation of the mean measure of divergence is given by the formula:

$$\sqrt{4\ (1/n_1 + 1/n_2)\ \Sigma\ [(\Theta_1 - \Theta_2)^2 - (1/n_1 + 1/n_2)]/N}$$

The mean measure of divergence is a quantitative expression for all identified characters of the separation of the populations (BERRY 1964; BERRY and BERRY 1967). However, it is understood that those values do not represent actual or absolute relationships between populations, nor can any conclusion be drawn directly from these data. However, BERRY et al. (1967) believe that such measures of divergence more accurately reflect genetic differences than statistics from metrical data.

Table 1

Schematized palatal ridge configurations, attributes, and nomenclature of each of the five intermolar ridges found in the genus *Rattus*

Designation	Schematized Shape	Description of mid-dorsal wedges
IA		Retused, closed
IB		Retused, clefted
IC		Cuneate, inflexed, closed
ID		Cuneate, inflexed, clefted
IIA		Cuneate, inflexed, closed
IIB		Retused, closed
IIC		Cuneate, inflexed, clefted
IID		Retused, clefted
IIIA		Cuneate, inflexed, closed
IIIB		Cuneate, inflexed, clefted
IIIC		Retused, closed
IIID		Retused, clefted
IVA		Obtused angled, clefted
IVB		Acute angled, clefted
IVC		Obtused angled, closed
IVD		Acute angled, closed
VA		Aristate
VB		Cuspidate
VC		Acute
VD		Acuminate

Additional features:

A) without accessory denticles

B) one or few "accessory denticles"

C) one-fourth to one-half of an additional ridge

D) full additional ridge

Results and discussion

Description of palatal ridges

Although the pattern of palatal ridges in *R. rattus* superficially resemble that of *R. norvegicus* (Temme 1977), careful comparison reveals differences in some of the ridges. The first intermolar ridge (I) was found not to be retused but cuneately inflexed (99% incidence); of these, 75% were clefted. In *R. rattus* the bilateral

ridge arms taper in the mid-dorsal region as the denticles diminish in size; the edge of the ridge becomes "entire" (smooth). Considerable variation in this cleft exists among different populations (TEMME 1977). Another characteristic of the first three intermolar ridges is the deeply inflexed and elongated wedge. Ridge III in this species is usually less irregularly shaped than in *R. norvegicus,* forming clearly defined wedges, which are mostly smaller than the ones by ridge II.

Ridge IV occurs in two versions. The obtused angled and clefted form is more common than the acute angled and clefted one. Ridge form IV_C is rare and found so far only in two Enewetak specimens. The fifth ridge (V) configuration is similar to that of *R. norvegicus.*

The ridge morphology of the *R. rattus* samples from the Enewetak Atoll islets Medren, Enjebi, and Runit (the latter two being major sites in the nuclear test series) shows no major deviation from the basic *Rattus* pattern. The population from Enewetak islet of the Atoll is distinguished by the acuminate form (V_D) of the fifth ridge. This ridge resembles closely the type found on Galápagos islet of the Sombrero Chino.

The most distinctive character of the Galápagos island populations is the shape of ridge V. In the homogeneous sample from islet Eden, the aristate ridge does not reach ridge IV (Fig. 4). In the Sombrero Chino sample of 12 specimens, however, the more acuminate ends of ridge V extend into the mid-dorsal field of ridge IV. Another distinguishing feature of these two populations is the pelage. All rats from Eden show the traditional "alexandrinus" pelage, whereas the specimens from Sombrero Chino are entirely of the "frugivorous" coloration (D. CLARK, personal communication).

The palatal ridges of the Polynesian rat show also the characteristic *Rattus* configurations. All 236 specimens of four populations from the Enewetak Atoll, considered as the subspecies *R. e. exulans* (JOHNSON 1962), have the first type of ridge I_D, the cuneately inflexed, clefted form. The samples revealed another character of high incidence — the two arms of ridge IV inflexed so as to form another W-shape in the center. Reduced variation is found in ridge V; more than 90 % of these ridges

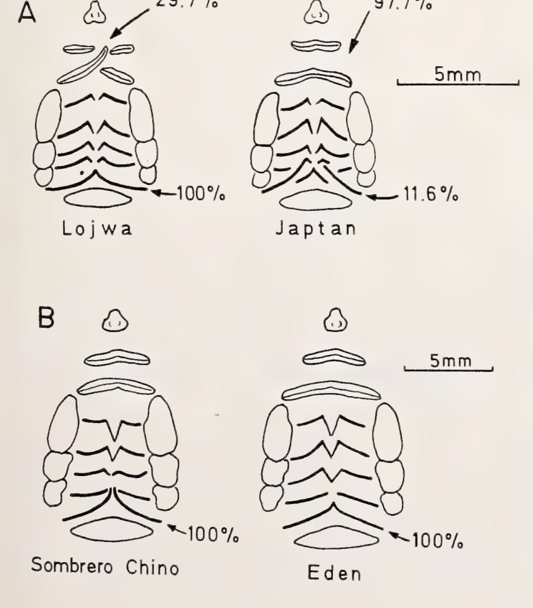


Fig. 4. A: Diastemal ridge deformation in *R. exulans.* On the three neighboring Enewetak islets Aomon, Bijire and Lojwa the frequency of this deformation is relatively high: 12.5 %, 12.7 % and 29.7 %. On the islet Japtan, about 20 km apart, the frequency of this deformation is lower. A new aberration of the intermolar ridges (IV) and (V) is found (11.6 %). — B: Ridge divergence between two *R. rattus* populations. On the Galápagos islet Sombrero Chino, the fusion of the ridges (IV) and (V) is consistently found, whereas on the islet Eden the ridge (V) remains below ridge (IV) in all animals examined

are of the type V_C, more or less acutely shaped. Accessory denticles are present in this species in varying frequencies and are confined to the interridge space between ridges IV and V.

The Enewetak Atoll Polynesian rat samples have a high incidence of aberrantly shaped diastemal ridges. The arms of the often-divided diastemal ridges point either upward or downward and extend between each other (Fig. 4). A local peculiarity are the deformations between both intermolar ridges IV and V found in the Japtan Islet sample (Fig. 4).

Palatal ridges as an epigenetic marker

The discovery of the distinctiveness of the two populations of the Galápagos islets of Eden and Sombrero Chino, based solely on palatal ridges and corresponding differences in coat color, gave the study of palatal ridges impetus. BERRY (1963, 1964) pre-

Table 2

Mean measure of divergence between geographically separated rat populations from the Marshall Island (Enewetak Atoll)

The figures in parentheses are estimates of the standard deviation. (All values = P 0.01)

		Rattus rattus			
Islets	n	Runit	Ananij	Medren	Enewetak
Enjebi	44	0.177 (0.065)	0.255 (0.080)	0.265 (0.075)	0.397 (0.111)
Runit	50	---	0.135 (0.056)	0.021 (0.021)	0.190 (0.076)
Ananij	46		---	0.096 (0.045)	0.314 (0.099)
Medren	69			---	0.347 (0.096)
Enewetak	31				---

		Rattus exulans		
Islets	n	Bijire	Lojwa	Japtan
Aomon	40	0.024 (0.024)	0.015 (0.021)	0.209 (0.067)
Bijire	55	---	0.026 (0.024)	0.228 (0.062)
Lojwa	55		---	0.131 (0.048)
Japtan	86			---

viously had shown that it is possible to detect genetic variation in island populations, especially with the use of nonmetrical character variants. Calculation of the mean measure of divergence provides an analytical tool for comparisons of populations.

To test the presence or absence of any correlation between the different ridge variants, the correlation coefficient (tetrachoric r) was calculated between 7 variants of 500 specimens, using the method refined by JENKINS (1955). Except for the ridge pairs I and III in *R. rattus* and ridge pair II and III in *R. exulans*, no strong correlations between configurations were found. It appears that these correlations are partly due to the characteristic clefted forms of these ridges in the two species. The virtual absence of strong correlations between ridges made it possible to sum all individual measures of divergence and calculate their means without the necessity to perform complicated corrections.

The homogeneous samples of *R. rattus* and *R. exulans* from islets of Enewetak Atoll serve ideally as "indicator populations" to test the validity of palatal ridges as an epigenetic trait and to test the strength of the mean measure of divergence for these characters. Specimens of both species, allopatrically distributed over the islets of the Atoll, have been obtained from neighboring islets, which permits some geneflow possibilities, and from others far enough apart to disrupt intermovements. Similarities in ridge configurations are quite obvious by superfical inspection of the samples from neighboring populations, whereas islets farther apart show a higher degree of deviation. This is also reflected by the mean "measure of divergence" (Table 2, Fig. 5).

The mean measure of divergence clearly demonstrates a relatedness of the three

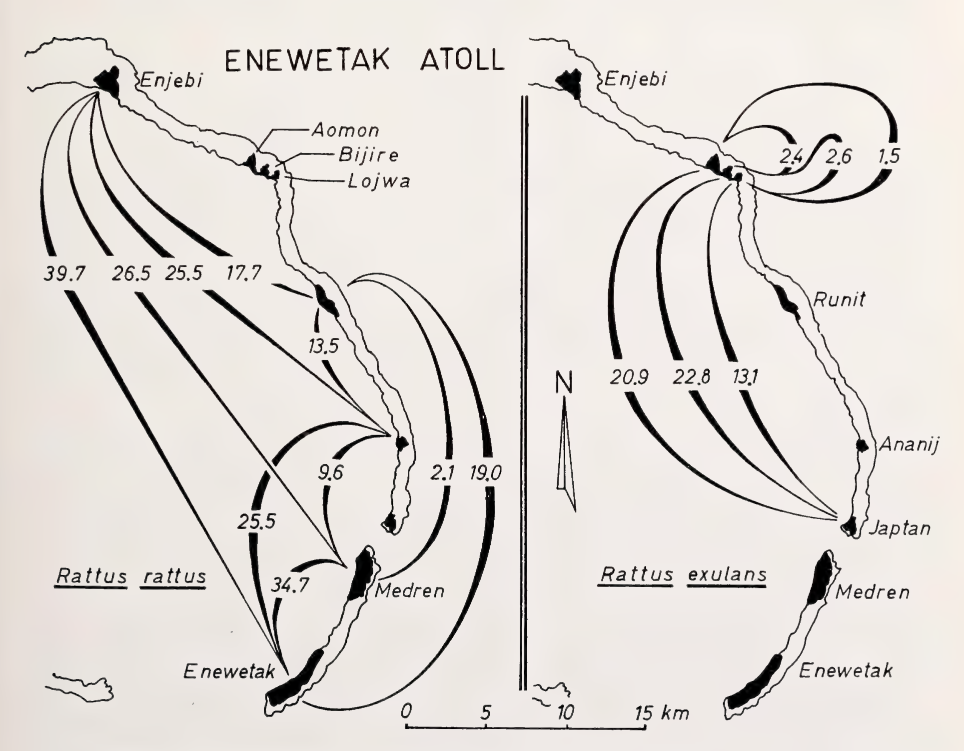


Fig. 5. Sections of the Enewetak Atoll with the mean measure of divergence (× 100) populations of *Rattus rattus* and *Rattus exulans*

R. exulans populations on the three neighboring islets of Aomon, Bijire, and Lojwa. Geneflow probably has occurred, since the islets have been connected by a bridge and a causeway, respectively, for more than two decades. The increasing distinctiveness of Enewetak Atoll rat populations of both species with increasing geographical distance is apparent and shows a relatively good correlation *R. rattus*, r = 0.5174; *R. exulans*, r = 0.9481).

Additional evidence for this conclusion is given by the almost identical incidence of diastemal ridge deformations in *R. exulans* on the three neighboring islets Aomon, Bijire, and Lojwa; this decreased to only 2.3 % on Japtan, which lies roughly 20 km apart in the south (Fig. 4).

Strong evidence of founder effect, as found on the two Galápagos islets, is not apparent in the Enewetak Atoll populations; but a reduction of variation definitely occurred. It is assumed, based on conversations with Enewetak people, that prior to 1946 only Polynesian rats were present at Enewetak Atoll and that roof rats were introduced during post-World War II activities. As of now, both rat species live allopatrically on the islets; the Polynesian rats are found only on the more mesic, and the roof rats on the more disturbed and xeric islets.

At Enewetak Atoll the islets Enjebi and Runit were the major sites of nuclear testing and were exposed to heavy radiation between 1948 and 1958 (Jackson and Carpenter 1967). In *R. rattus* populations from both islets no major deviants were found in the palatal ridges. George Sacher (personal communication) has determined that this species is unusually resistent to the effects of X-radiation. Roof rats on the islet Runit, however, have exhibited an increasing prevalence of black pelage coloration over the past 15 years, likely evidence of genetic drift in this population estimated to be approximately 500 animals.

The aberrations in the diastemal ridges in the four *R. exulans* populations can definitely be viewed as deformations. A radiation effect on the genetic determinants for the ridge configuration might be hypothesized; but, the three islets, Aomon, Bijire, and Lojwa, where the incidence of deformation is highest, lie roughly 10 km apart from each of the two major testing sites. Jackson (1969) reports that dead, ill, and lethargic (presumably Polynesian) rats were found on Bijire on November 8, 1952, after a thermonuclear device exploded on November 1, 1952, forming the Mike crater, 4.8 km northwest of Enjebi. At Bijire the annual (1953) accumulated gamma dose was 1440 R. Several studies have shown that doses below 500–750 R were ineffective in reducing reproductive rates or population size in rodents (cf. Jackson 1969). Some residual radiation still is present on those islets. *R. exulans* could have been more seriously exposed initially to radiation than *R. rattus*, because the former is not a burrowing species and makes nests in dense vegetation and surface debris.

To determine the genetic and morphologic variation among *R. rattus* populations of 12 of the larger Galápagos Islands, Patton et al. (1975) used, besides allozyme studies, mensural character analysis and analysis of color variation; however, the non-metrical genetic variability of these animals was quite low and did not support a severe founder effect for these island populations.

It still needs to be established how the configuration of palatal ridges are correlated with other epigenetic traits. However, the distinctiveness and homogeneity of both samples from populations on the two small Galápagos islets suggest that a founder effect indeed may be present. Sombrero Chino is separated from the coast of James by probably no more than 30 m at the lowest tide. The total population comprised not much more than 30 rats (D. Clark, personal communication). It is probable that a few rats colonized this islet on their own. *R. rattus* was already on James (Isla Santiago) on Darwin's visit in 1835 (Lack 1947; Patton et al. 1975). Islet

Eden lies northeast of Sta. Cruz, separated by a narrow channel approximately 60 to 120 m wide. It is possible that Eden was colonized from Sta. Cruz, on which most of the rats are also of the "alexandrine" coloration (D. CLARK, personal communication). The estimated population on Eden may be only about 100 rats. There is no likelihood of rats moving between Eden and Sombrero Chino.

Conclusively, it can be said that the mean measure of divergence is applicable to the presence and absence of certain ridge characters and detects satisfactorily relative differences between populations. Because palatal ridges basically are genetically controlled, it would probably be best to see them as a composite and treat them statistically in that manner. If individual ridges and their incidences of variations are compared among populations, often statistical significance is determined.

The question still remains whether the incidence of an individual variant (in one ridge), even if it is formally significant, is all that meaningful. Slight disadvantages, associated with the measure of divergence, by summing up all the differences of all variants and averaging them, are fully discussed by BERRY (1963), BERRY and BERRY (1967). Too little is known so far about the genetic determination of the palatal ridges. Whether they can be regarded as a pleiotropic manifestation of allelomorphs, as BERRY (1964) established for his skeletal variants, is not clear. The trivial morphological characters of the palatal ridges may well be used as markers to trace, in part, the genetic divergence among different, well-separated rodent populations.

Acknowledgements

We are thankful to DEBORAH CLARK for providing us with the Galápagos rat specimens and to the Mid-Pacific Marine Laboratory for support at Enewetak.

Zusammenfassung

Das Gaumenfaltenmuster als ein epigenetisches Differenzierungsmerkmal von Populationen der Taxa Rattus rattus und Rattus exulans

Die den „harten Gaumen" bedeckende Epithelschicht weist bei den meisten Säugetieren mehrere Querleisten oder Falten auf, die als epigenetische Merkmale aufgefaßt werden. Diese Gaumenfaltenmuster wurden auf ihre Brauchbarkeit als ein Bestimmungsmerkmal nah verwandter Muriden: *Rattus norvegicus, R. rattus, R. argentiventer, R. exulans* und *R. losea* untersucht. Die Gattung *Rattus* zeigt in den Grundmustern eine ziemliche Übereinstimmung. Trotz aller Konstanz kommt es jedoch zu inner- und zwischenartlichen Variationen, besonders wenn wenige Exemplare von verschiedenen Populationen vorliegen. Aus diesem Grunde scheinen Gaumenfaltenmuster dieser Gattung nicht allein als Artbestimmungsmerkmal auszureichen, können jedoch als ein wertvolles, zusätzliches morphologisches Kennzeichen zu taxonomischen Arbeiten herangezogen werden.

Anhand von Gaumenfaltenmustern zweier Hausrattenpopulationen von den Galápagosinseln wurde eine auffallende Minderung der Variabilität aber eine deutlich trennende Abweichung einiger Falten zwischen beiden Populationen festgestellt. Auch in der Fellfärbung ist die Trennung erkennbar, indem sämtliche Ratten von der Insel Eden eine schwarze, die von Sombrero Chino dagegen eine braun-graue Färbung zeigen. Dieses auffallende Zusammentreffen zweier sich ergänzender Charaktere, die möglicherweise auf das Gründerprinzip zurückzuführen sind, regte dazu an Gaumenfaltenmuster weiterer Inselpopulationen auf Abweichungen hin zu untersuchen.

Morphologische Abweichungen in den Gaumenfaltenmustern von insgesamt 11 isolierten Inselpopulationen (n = 240 Hausratten, *R. rattus* und 236 Polynesische Ratten, *R. exulans)* der beiden Galápagosinseln und neun Inseln des Enewetak Atolls wurden klassifiziert und tabelliert.

Auf der Basis dieser homogenen Populationen konnten unter Errechnung eines „Divergenzmittelwertes" deutliche Unterschiede zwischen diesen geographischen Isolaten herausgearbeitet werden. Eine Zunahme der geographischen Isolation zwischen den untersuchten Populationen wird durch höhere Divergenzmittelwerte ausgedrückt. Geringe Unterschiede der Gaumenfaltenmuster dagegen, wie sie zwischen drei *R. exulans* Populationen der Inseln Aomon, Bijire und Lojwa des Enewetak-Atolls bestehen, werden durch niedrigere Divergenz-

mittelwerte aufgezeigt. Diese drei Inseln wurden vor etwa zwei Jahrzehnten mit je einer Brücke und einem Damm miteinander verbunden, wodurch Genaustausch zwischen diesen Populationen möglich wurde.

Eine hochgradige Abnormität der antemolaren Falten der Ratten von den Inseln Aomon, Bijire und Lojwa wird als eine Mutation angesehen, die möglicherweise durch radioaktive Rückstände hervorgerufen wurde. Diese Rattenart war von 1948 bis 1958 den Auswirkungen atomarer Versuchsexplosionen ausgesetzt, die auf den nur etwa 10 km entfernt liegenden Inseln Enjebi und Runit durchgeführt worden waren.

Literature

Andersen, K. (1912): Catalogue of the Chiroptera. Vol. I: Megachiroptera. London. I—CI: 1—854.

Berry, R. J. (1963): Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus.* Genet. Res. **4,** 193—220.

— (1964): The evolution of an island population of the house mouse. Evolution **18,** 468—483.

— (1968): The biology of nonmetrical variation in mice and men. Symp. Soc. Study Human Biol. **8,** 103—133.

— (1970): Covert and overt variation, as exemplified by British mouse populations. Symp. Zool. Soc., London **26,** 3—26.

Berry, A. C.; Berry, R. J. (1967): Epigenetic variation in the human cranium. J. Anat. **101,** 361—379.

Berry, A. C.; Berry, R. J.; Ucko, P. J. (1976): Genetical change in ancient Egypt. Man **2,** 551—568.

Berry, R. J.; Searle, A. G. (1963): Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. Proc. Zool. Soc., London **140,** 577—615.

Brothwell, D. R. (1958): The use of non-metrical characters of the skull in differentiating populations. Dt. Ges. Anthrop. **6,** 103—109.

Cuvier, G. (1845): Lecons d'anatomie comparée, rec. et publ. par M. Dumérit. 2. éd., 3. (cf. in Retzius, 1906).

Eisentraut, M. (1969): Das Gaumenfaltenmuster bei westafrikanischen Muriden. Zool. Jb. Syst. **96,** 478—490.

— (1975a): Weiterer Beitrag zur Säugetierfauna von Kamerun. Bonn. Zool. Beitr. **26,** 76 bis 93.

— (1975b): Das Gaumenfaltenmuster bei afrikanischen Sciuriden. Z. Säugetierkunde **40,** 133 bis 141.

— (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. Bonn. Zool. Monogr.**8,** 1—214.

Gegenbaur, C. (1878): Die Gaumenfalten des Menschen. Morph. Jb. **4,** 573—583.

Grüneberg, H.; Bains, G. S.: Berry, R. J.; Riles, L. E.; Smith, C. A. B.: Weiss, R. A. (1966): A search for genetic effects of high natural radioactivity in South India. Spec. Rep. Ser. Med. Res. Coun. **307,** 1—59.

Harrison, A. (1888): The palatal rugae in man. Proc. Acad. Philadelphia 254—272.

Jackson, W. B. (1969): Survival of rats at Eniwetok Atoll. Pacific Sci. **23,** 265—275.

Jackson, W. B.; Carpenter, M. L. (1967): Radioisotope cycling in terrestrial communities at Eniwetok Atoll. Proc. Sec. National Symposium on Radioecology, Ann Arbor, Michigan, 644—651.

Jenkins, W. L. (1955): An improved method for tetrachoric r. Psychrometrica **20,** 253—258.

Johnson, D. H. (1962): IV. A. Rodents and other micronesian mammals collected. In: Pacific Island Rat Ecology. Ed by T. I. Storer. Bishop Mus. Bull. **225,** 21—38.

Kolenati, F. A. (1860): Monographie der europäischen Chiropteren. Jahresh. Naturw. Sect. Mähr-Schles. Ges. Ackerbau, Naturk., Landesk. pp. 156.

Lack, D. (1947): Darwin's Finches. Cambridge: Univ. Press, pp. 208.

Linton, R. G. (1905): On the morphology of the Mammals palatinae rugae. Veterin. J. News Series **12,** 220—252.

Marshall, J. T. (1972): Rats and mice of Thailand. Mimeogr. Draft copy of Chapter on Muridae for Mammals of Thailand. By B. Lekagule and J. McNeely, Bangkok.

Milne-Edwards, H. (1860): Lecons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l' homme et des animaux. T. 6 Paris. (cf. in Retzius, 1906).

Patton, J. L.; Yang, S. Y.; Myers, P. (1975): Genetic and morphologic divergence among introduced rat populations *(Rattus rattus)* of the Galápagos Archipelago, Ecuador. Syst. zool. **24,** 296—310.

Retzius, G. (1906): Die Gaumenleisten des Menschen und der Tiere. Biol. Unters. Jena. N. F. **13,** 117—168.

Robin, H. A. (1881): Recherches anatomiques sur les mammiféres de l'ordre des Chiroptéres. Ann. Sci. Nat. Ser. Zool. **12** 1—180.
Temme, M. (1977): Variations in Rugae palatinae pattern in some taxa of the genus *Rattus.* M. S. Thesis, unpubl. Bowling Green State University, pp. 66.

Authors' address: Manfred Temme, M. S., and William B. Jackson, Sc. D., Environmental Studies Center, Bowling Green State University, Bowling Green, Ohio 43403, USA

Some observations on reproduction in *Rattus rattus* (L.) in Rangoon, Burma[1]

By J. E. Brooks, D. W. Walton, U H. Naing, U M. M. Tun and U P. T. Htun

Rodent Control Demonstration Unit World Health Organization, Rangoon, Burma

Receipt of Ms. 19. 1. 1978

Abstract

Observations on the reproduction of *Rattus rattus khyensis,* a white-bellied commensal roof rat common in Rangoon, are described. Breeding activity is seen in all months of the year with no marked seasonal fluctuations. Female *R. r. khyensis* become sexually active at approximately 130 mm head and body length and at 60 g body weight. Prevalence of pregnancy in adult females averaged 33.3 % for the entire 2-years sampling period. Breeding activity as judged by both pregnancy and lactation averaged 52.8 % of all adult females. Litter size was found to be 5.03 ± .21 with very little evidence of intrauterine embryo loss. The mammary pattern was determined to be 3 + 3 = 12, caused by a twinning of the postaxial mammae. The 50 % point for scrotal testes in males occured at a head and body length of 124 mm and an approximate body weight of 50 g, with sexual activity evident year round.

The high rate of breeding activity is indicative of a population subject to heavy population pressure, predation and stress and a consequent high mortality rate. Similar observations have been noted for *Rattus exulans, Bandicota bengalensis* and *Suncus murinus* in Rangoon. Recruitment of young is almost continuous and populations are maintained only by a high degree of breeding activity with little seasonal fluctuation.

Introduction

In Burma, the commensal *Rattus rattus* complex is represented by white-bellied rats (subspecies *khyensis, brunneus,* etc.) which are typically found in such places as bamboo clumps, and are secondarily house rats (Harrison and Woodville 1948;

[1] The work of the Rodent Control Demonstration Unit is supported by a grant from the Government of Denmark (DANIDA) to the World Health Organization which is gratefully acknowledged.

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0203$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 203—210

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

HARRISON 1961). The commensal *R. rattus* in Rangoon, Burma, is a form with a bright brown dorsum, a clear white venter and a uniformly dark-coloured tail. HARRISON and WOODVILLE (1950) call this rat *R. rattus* var. near *khyensis* Hinton. During a survey of urban small mammals in Rangoon we have captured over 400 specimens of this rat from houses, shops, bazaars, hospitals, factories and from trees and shrubs outdoors. Almost all have been the bright brown-backed form with the clear white belly and with a usual mammary pattern of 3 + 3 = 12. The few exceptions were typically grey-bellied commensals trapped in the Port Area and one township immediately adjacent to the Port. These are likely to be rats introduced by ships calling at the Port of Rangoon. This paper describes observations on the reproduction of the white-bellied commensal *R. rattus* in Rangoon.

Materials and methods

Animals were captured in locally-made wooden live traps, usually baited with dried fish. Collections covered most every month from September 1975 to August 1977. Captured animals were brought alive to the laboratory while still in the traps. There they were anaesthetized, bled by cardiac puncture and combed for ectoparasites. Individual *R. rattus* were sexed, measured and weighed. All measurements are given in millimetres. Body weight was obtained by means of either a Pesola or Ohaus spring scale and all weights are expressed in grams. Reproductive condition was noted on all females: perforation of the vaginal orifice, location and number of visible mammaries, lactation, visible pregnancy and number and size of embryos. A sample was examined for placental scars and corpora lutea. The position of the testes in the males was noted. The points in body length at which 50 % of the animals showed the several sexual maturity criteria (such as scrotal testes or perforated vaginal orifices) were determined by plotting the proportion showing the character in each length class on arithmetic-probability paper and fitting a line to the data points by eye (DAVIS 1964).

Table 1

Head and body length, body weight and sex ratio of *Rattus rattus* from Rangoon, Burma (Means ± S.E.)

Non pregnant females only were used for computation of body weight

Head and body length classes (mm)	Males		Females			P
	No. animals	Body weight (g)	No. animals	No. nonpregnant	Body weight (g)	
80— 89	3	19.3 ± 1.3	0		—	
90— 99	3	21.3 ± 1.7	5	5	25.5 ± 1.5	N.S.
100—109	2	30.0 ± 3.9	11	11	27.5 ± 2.0	N.S.
110—119	11	35.6 ± 2.2	18	18	40.3 ± 2.4	N.S.
120—129	14	43.4 ± 1.5	9	9	51.3 ± 6.0	N.S.
130—139	20	61.2 ± 3.9	20	15	59.3 ± 3.1	N.S.
140—149	21	74.1 ± 2.4	37	24	79.7 ± 2.4	N.S.
150—159	27	89.7 ± 3.2	55	34	91.5 ± 2.6	N.S.
160—169	29	111.1 ± 3.8	64	39	103.9 ± 2.2	N.S.
170—179	31	125.9 ± 3.5	19	13	112.2 ± 3.6	.01
180—189	12	138.8 ± 6.3	4	4	112.5 ± 9.1	.05
190—199	4	147.0 ± 7.8	1	1	132.0	
Totals	177		243	173		
Mean wgt., g		89.2 ± 2.9			78.9 ± 2.3	
Mean lgth., mm		122.6 ± 6.8			148.2 ± 1.3	
Sex Ratio	.421		.579			

Results

Characteristics of the sample and sex ratio

The characteristics of the sample in terms of head and body length, body weight and sex ratio are given in Table 1. A total of 420 rats was examined; 177 males and 243 females. Males grew to a greater body weight than females but not to a longer head and body length. There was no significant difference in mean body weight at equivalent head and body lengths between sexes until 170 mm and beyond, at which point males became significantly heavier ($P = .01 - .05$). Males predominated in the largest length classes. The proportion of males in the 420 rats sexed was .421. This proportion differs significantly from a 1:1 sex ratio ($X^2 = 10.4$, $P = .01$).

In a previous report on *R. r. khyensis* in Rangoon (HARRISON and WOODVILLE

Table 2

Size of female *R. rattus* for several sexual maturity criteria

50 % points for body length and body weight

Sexual maturity event	Head and body length (mm)	Body weight (g)
Opening of vaginal orifice	98	24
Visible corpora lutea	125	47
Visible pregnancy	137	65
Placental scars	149	85

Table 3

Presence of visible pregnancy, lactation and placental scars in *R. rattus khyensis* in Rangoon

Body size class (mm)	No. examined	Visibly pregnant %	Lactating %	Pregnant or lactating %	Placental Scars		
					No. examined	% scars	Avg. sets of scars
80— 89	1	0	0	0	1	0	—
90— 99	4	0	0	0	1	0	—
100—109	12	0	0	0	2	0	—
110—119	18	0	0	0	4	0	—
120—129	9	0	0	0	1	0	—
130—139	17	18	0	18	7	29	1.0
140—149	37	35	5	41	16	25	1.0
150—159	52	35	23	58	23	74	1.3
160—169	65	40	23	63	20	75	1.5
170—179	19	26	32	58	7	100	1.4
180—189	4	0	50	50	2	0	—
190—199	1	0	100	100	—	—	—
Number over 130 mm in head and body length and mean per cent	195	33.3	19.5	52.8	75	60.0	1.34

1949), the mean body weight of the sample (n = 154 animals) was noted as 104 g (range 40—190 g) and mean head and body length was 158 mm (range 114—200 mm). Their sample was undoubtedly biased in favor of larger animals since no rats were trapped with a head and body length of less than 114 mm.

Maturation

Males: The 50 % points for size of male rats at sexual maturity (testes scrotal in position) are a head and body length of 124 mm and a body weight of 50 g. In this study, sexually active males are taken to be all those that exceed 120 mm in head and body length and 50.0 g in weight. Sexually active males were seen throughout the year.

Females: The 50 % points for size of female *R. r. khyensis* using several sexual maturity criteria are given in Table 2. The vaginal orifice opens at a head and body length of 98 mm and a body weight of 24 g. A small sample (n = 85) of females was examined for the presence of visible corpora lutea, an indicator of active ovulation, and the 50 % point in body length was determined to be 125 mm. Visible pregnancy was first seen in females of 137 mm head and body length and at a mean weight of 65 g and lactating females were first observed in the 140 to 149 mm body length size class (Table 3) and at a mean weight of 75 g. The point at which 50 % of the females have at least one set of placental scars occurred at a head and body length of 149 mm. Based upon this sequence of events, in this report we have selected the head and body size class of 130—139 mm and the body weight size class of 60—69 g as the arbitrary size for defining actively breeding females.

Prevalence of breeding activity

Using the presence of visible embryos in all females examined that exceeded 130 mm in head and body length, the crude prevalence of pregnancy for the entire sampling period was 33.3 % (Table 3). When visible pregnancy is examined by body weight (Table 4) it is seen that out of 197 females examined whose body weight exceeded 60 g, 65 (33.0 %) were visibly pregnant. The close agreement of these two values confirms the pregnancy rate at about 33.0 % of all adult females.

A better indicator of the total breeding activity among the females is to include all lactating animals in addition to those visibly pregnant. When these animals are added, the proportion of all adult females showing visible evidence of breeding activity is 52.8 %. This rate of activity is fairly high for this species.

Seasonal changes in breeding activity

Over the 24-month period covered by this study we found pregnant females in all months of the year (Table 5). When the prevalence of breeding activity is examined by quarters, there is no significant difference in any part of the year. There is a suggestion, however, that breeding activity slackens during the months of heaviest monsoonal rains, May through August. The prevalence of breeding activity during these four months ran only 44 %, compared to 56 % for the other eight months of the year, but the difference is found to be not significant.

Litter size

Litter size was obtained by noting the number of grossly visible uterine swellings and embryos. These results are summarized in Table 6. The number of embryos per female ranged from 1 to 10. In the total of 327 embryos, only 3 (0.9 %) were seen

Table 4

Relationship of body weight to visible pregnancy in *R. rattus* in Rangoon

Body weight class (g)	No. examined	% pregnant
50— 59	9	0
60— 69	14	7
70— 79	15	13
80— 89	25	32
90— 99	42	29
100—109	26	42
110—119	37	35
120—129	16	62
130—139	6	33
140—149	4	75
150—159	1	100
160—169	2	100
Totals	197	33.0

Table 5

Seasonal prevalence of breeding activity (pregnancy and lactation) in *R. rattus* in Rangoon

Month	No. adult females examined	Percent breeding activity
January	8	37
February	23	61
March	17	29
April	14	64
May	12	42
June	8	50
July	8	25
August	11	55
September	32	66
October	32	59
November	21	48
December	9	67
Totals	195	53

Table 6

Distribution of litters of various sizes and mean embryo numbers in *R. rattus*

	Number of visible embryos										Totals
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
No. Observed	1	3	6	15	17	10	9	3	0	1	65
Mean No. embryos (± S.E.)											5.03 ± 0.21

Table 7

Litter size and head and body length in female *R. rattus*

Head and body size class (mm)	Number observed	Mean number embryos ± S.E.)
130—139	3	4.66 ± .98
140—149	14	5.28 ± .34
150—159	18	4.67 ± .30
160—169	25	5.04 ± .42
170—179	5	5.80 ± .52
Totals	65	5.03 ± .21

Table 8

Comparison of reproductive parameters of *R. rattus* in Rangoon, Burma and Kuala Lumpur, Malaysia

(data from HARRISON 1952, some recalculated)

Character or measurement	Rangoon	Kuala Lumpur
Sex ratio (male:female)	100:137	100:147
Minimal weight first pregnancy (g)	62	50—59
Mean Litter size (crude)	5.03	5.70
Mean Litter size (corrected)	4.99	5.23
Prevalence of pregnancy (adjusted)	33 %	26 %
Embryo rate (all females)	133	87
Embryo rate/100 animals of both sexes (HARRISON's reproduction figure)	77	52

to be resorbing. There was a slight tendency for embryo number to increase with increasing head and body length of the female, although the result is not statistically significant (Table 7). When litter size was examined by embryo size, no evidence of intrauterine loss could be shown.

Mammary pattern

An examination of all females of 140 mm head and body length and greater (the size at which lactating females are first seen) revealed that 86 % had a mammary pattern of 3 + 3 = 12. The usual 2 + 3 = 10 pattern was almost never seen; only 4 out of 182 females had this pattern. The extra pair in *R. r. khyensis* is a twinning of the postaxial mammae, the pair being usually only about 1 cm apart. An examination of the 64 lactating females showed that all had the 3 + 3 = 12 mammary pattern. Harrison and Woodville (1949) noted that of 79 female roof rats they examined from Rangoon, 8 rats (10 %) had 10 mammae, 5 (6 %) had 11 and 66 (84 %) had the 3 + 3 = 12 pattern. Marshall (1977) describes the same for the white-bellied commensal *R. rattus* in Thailand.

Discussion

It is difficult to draw comparisons of reproductive activity in *R. rattus khyensis* with previous studies since most of the latter deal with other subspecific forms of the roof rat, especially the black or ship rat and the grey-bellied commensals as they commonly occur in temperate climate areas.

Perhaps the closest comparison can be made with Harrison's (1952) study of the reproductive activity of *R. rattus diardii* in Kuala Lumpur, a dark-bellied commensal rat common in that city. He found that in rats collected over the period 1948–50, pregnant females were collected in all months, without significant seasonal variation in number. We also found year-round breeding in females but with a suggestion of reduced activity during the early period of heavy monsoon rains.

A comparison of the reproductive parameters of the *R. rattus* subspecies populations from each city is given in Table 8. As can be seen, the similarities are remarkable. Both populations yielded an excess of females. The minimum weight that visible pregnancy occurs is in close agreement. When litter size is corrected for intrauterine loss, both populations show similar sizes at or near parturition. It is only in pevalence of pregnancy in adult females that *R. rattus* in Rangoon demonstrate a higher breeding activity. The consequent embryo rate per female (using Harrison's definition, that is the number of embryos per hundred females, whether pregnant or not) is higher in Rangoon than in Kuala Lumpur.

The reasonably close agreement of breeding rates suggests that *R. rattus* in both cities are existing under similar circumstances of population pressure, predation and longevity. Since we have not detected any unusual fluctuations in roof rat populations in Rangoon during the two-year period of this study, it seems reasonable to assume that the total number of births and deaths are approximately equal. The measure of reproductive activity thus is equally a measure of the average death rate.

A measure of the death rate can be made from the reproduction figure (Harrison 1952, 1955). An estimate of this figure (the embryo rate/100 of all animals, males and females) is given in Table 8. The value obtained for Rangoon is markedly higher than that given for *R. r. diardii* in Kuala Lumpur, which is indicative of a population with a very high death rate and short longevity.

The high prevalence of breeding activity seen here in *R. r. khyensis* has been

noted by us in other urban commensal small mammals in Rangoon, *Rattus exulans* (Walton et al., in press), *Bandicota bengalensis* (Walton et al., in press) and *Suncus murinus* (unpublished observations). It indicates populations at, or near, saturation densities, with a high degree of competition, predation and stress, and a consequent high death rate. It is more than coincidental that we have now observed this pattern in four urban tropical small mammals, one of which is an insectivore.

These populations are maintained by a high degree of breeding activity with little seasonal fluctuation except during the transition period between dry summer and monsoon and the period of heaviest monsoon rains. Recruitment is almost continuous and hence the large seasonal influx of immature animals, frequently seen in temperate climate rat populations, is not observed in Rangoon. Virtually continuous recruitment of young (rats less than 70 g body weight) was also noted by the Indian Plague Commission (1910) in urban commensal *Rattus rattus* in Belgaum, India and only very minor fluctuations in the pregnancy rate was seen in this same species in Bombay (Indian Plague Commission 1908).

Acknowledgements

The authors wish to express their appreciation to Rangoon Health Division Staff and the various Township Medical Officers whose cooperation made this study possible. Dr. U Thaung, Deputy Director (Epidemiology), provided valuable guidance to the entire work program of the Unit.

Zusammenfassung

Einige Beobachtungen zur Fortpflanzung von Rattus rattus (L.) in Rangun, Burma

Einige Beobachtungen zur Fortpflanzung von *Rattus rattus khyensis*, einer weißbäuchigen, synanthropischen Hausratte, die in Rangun verbreitet ist, werden dargelegt. Fortpflanzungsaktivitäten können während des ganzen Jahres beobachtet werden, ohne daß jahreszeitliche Schwankungen erkennbar wären. Weibliche *Rattus rattus khyensis* werden geschlechtsreif, wenn sie etwa 130 mm Gesamtkörperlänge und etwa 60 g Körpergewicht erreicht haben. Erkennbare Trächtigkeit bei ausgewachsenen Weibchen wurde während der gesamten zweijährigen Untersuchungsperiode bei durchschnittlich 33,3 % festgestellt. Fortpflanzungsaktivität war feststellbar bei durchschnittlich 52,8 % aller ausgewachsenen Weibchen; sie wurde gemessen sowohl an Trächtigkeit als auch an Laktation. Die Größe der Würfe betrug 5,03 ± ,21, wobei nur sehr wenige intrauterine Embryo-Resorptionen nachgewiesen werden konnten. Die Anordnung der Zitzen wurde mit 3 + 3 = 12 nachgewiesen; Grund hierfür ist die Verdoppelung der postaxialen Zitzen (Zwillingsanordnung). Sexuelle Reife bei Männchen, gemessen an der Entwicklung der skrotalen Hoden, trat ein bei einer Gesamtkörperlänge von 124 mm und einem Körpergewicht von etwa 50 g; Fortpflanzungsaktivität auch hier während des ganzen Jahres.

Die hohe Fortpflanzungsaktivität ist ein Zeichen für starken Populationsdruck, Verfolgung und Stress und eine hohe Sterberate. Ähnliche Beobachtungen ergaben sich bei *Rattus exulans*, *Bandicota bengalensis* und *Suncus murinus* in Rangun. Die Produktion von Jungtieren ist nahezu kontinuierlich; die Population kann nur durch hohe Fortpflanzungsaktivität, mit geringen jahreszeitlichen Schwankungen auf dem gleichen Stand gehalten werden.

References

Indian Plague Commission (1908): Epidemiological observations made by the Commission in Bombay city. Jour. Hyg. Camb. **7**, 724—798.

— (1910): Observations on plague in Belgaum, 1908—1909. Jour. Hyg. Camb. **10**, 446—483.

Davis, D. E. (1964): Manual for Analysis of Rodent Populations. Penn. State Univ., University Park, Penn. Modified edition.

Harrison, J. L. (1952): Reproduction in rats of the genus *Rattus*. Proc. Zool. Soc. Lond. **121**, 673—694.

— (1955): Data on the reproduction of some Malayan mammals. Proc. Zool. Soc. Lond. **125**, 445—460.

— (1961): Ecology of the forms of *Rattus rattus* in the Malay Peninsula. Proc. Ninth Pac. Sci. Congr. **19**, 19—24.

Harrison, J. L.; Woodville, H. C. (1948): An attempt to control houserats in Rangoon. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. **42**, 247—258.
— (1949): Variations in size and weight of five species of house-rats (Rodentia: Muridae), in Rangoon, Burma. Rec. Indian Mus. **47**, 65—71.
— (1950): Notes on the feeding habits of houserats in Rangoon, Burma. Ann. Appl. Biol. **37**, 296—304.
Marshall, J. T. Jr. (1977): Family Muridae : Rats and Mice. pp. 395—490. In: Mammals of Thailand. Ed. B. Lekagul and J. A. McNeely. Assoc. Conserv. Wildl., Bangkok.
Walton, D. W.; Brooks, J. E.; Tun, U M. M.; Naing, U H.: Observations on reproductive activity among female *Bandicota bengalensis* in Rangoon, Burma) (in press).
Walton, D. W.; Brooks, J. E.; Thinn, K. K.; Tun, U M. M.: Reproduction in *Rattus exulans* in Rangoon, Burma (in press).

Authors' address: Joe E. Brooks, Rodent Control Demonstration Unit, World Health Organization, P. O. Box 14, Rangoon, Burma

On diet, foraging behaviour and interspecific food competition of jackals in the Serengeti National Park, East Africa

By J. Lamprecht

From the Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen and the Serengeti Research Institute, Tanzania[1]

Receipt of Ms. 17. 10. 1977

Abstract

Studied the diet, foraging behaviour and interspecific food competition in black-backed and golden jackals (*Canis mesomelas* Schreber and *C. aureus* L.) in the Serengeti National Park, Tanzania. Both species gathered invertebrates and fruits and hunted birds and small mammals up to the size of gazelle fawns. Combined data of both species showed that pairs were more than twice as successful as single individuals in gazelle fawn hunts. The jackals frequently lost prey to scavengers. Behavioural adaptations against losing prey are described and possible reasons for the rarity of pack hunting are discussed.

1 Introduction

Jackals are possible the most common of the larger carnivores in Africa and some parts of Asia, yet they have not attracted the attention of biologists as much as the group hunters, i.e. lions, spotted hyaenas, African wild dogs and wolves. However, jackals live in pairs and family groups and are often seen hunting and foraging in pairs (van der Merwe 1953; Wyman 1967; van Lawick 1970; Hendrichs 1972). Since pair hunting offers opportunities for co-operation, it seemed worthwhile

[1] S.R.I. contribution No. 227.

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0210$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 210—223

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

following up the study by WYMAN (1967) to see whether pair hunts are more successful than hunts of single jackals. This might shed some light on the ecological significance of the jackals' social organization.

Previous studies of jackal food habits have been conducted mainly in South Africa (VAN DER MERWE 1953; GRAFTON 1965; BOTHMA 1966, 1971; ROWE-ROWE 1976), so a further objective was to compare food habits of jackals in the Serengeti with this work. Jackals scavenge from kills of larger carnivores when the opportunity arises, but they also often lose self-caught prey to other scavengers. Competition over dead prey is considerable in the Serengeti and in other areas, where meat-eaters are numerous. It was argued elsewhere (LAMPRECHT 1978) that this type of food competition influences the jackals feeding ecology, hunting behaviour and social organization.

2 Animals, study areas and methods

Black-backed jackals, *Canis mesomelas* Schreber, and golden jackals, *C. aureus* L., live in pairs or family groups. *C. mesomelas* were mostly seen in clearings of the wooded savanna (woodland), along the woodland border, and in open tall grass areas. These were also their breeding habitats. During the wet season, November to April, *C. mesomelas* were occasionally observed on the open short grass plains, the typical breeding habitat of *C. aureus*. During the dry season *C. aureus* were sometimes seen in the tall grass areas around Seronera, which border the woodlands. The main study areas are indicated in Fig. 1. The Serengeti plains are famous for marked seasonal changes in the animal population due to seasonal migration of enormous herds of zebra and wildebeest. Detailed information on features of the Serengeti ecosystem can be obtained from ANDERSON and TALBOT (1965), HENDRICHS (1970), BELL (1971), KRUUK (1972), SCHALLER (1972), and SINCLAIR (1974).

Data were collected between May 1972 and July 1974. D. SCHMIDL kindly contributed more observations until March 1975. Information on hunting, feeding and competition was obtained by direct observation. After having been followed by a Landrover for a few hours, most jackals stopped showing signs of uneasiness when approached as close as 15—30 m. At night they did not seem disturbed by the headlights of the car.

Data on food composition were collected in 3 ways:

1. Direct observation: Food items could be easily identified, when the jackals were hunting gazelles or scavenging on zebra or wildebeest carcasses. Small mammals (e.g. rodents) or arthropods were more difficult, but occasional observations led to an elaboration of the qualitative list of food items (Table 1).
2. Analysis of stomach contents of 6 *C. mesomelas* and 1 *C. aureus*.
3. Faecal analysis: When individuals were observed defaecating, the faeces were collected, if it did not interfere with other types of observations. The droppings were soaked in water and later washed in a sieve. The remaining particles were dried and later analysed. From the remains in each dropping the types of food items were identified as well as possible. Then, the food category making up the greatest volume of the dropping was determined. Remains of mammals were identified with the aid of material in the Nairobi National Museum and with a collection of hair samples from species in the field. Because identification of species was often uncertain, only four categories of mammals were distinguished; a. Big game, such as zebra, wildebeest, etc., which jackals would not have killed; b. Small game of the size of hares up to adult Thomson's gazelles, which could have been killed by the jackals; c. Small mammals of the size of rats and mice; d. Unidentified mammals, i.e. remains of mammalian origin, which could not be put into one of the former categories unequivocally. Identification of invertebrate remains was carried out with the kind help of Mr. M. CLIFTON from the National Museum in Nairobi.

3 Diet

The qualitative list of food items (Table 1) revealed that in the Serengeti jackals ate the same types of food, as in other areas (VAN DER MERWE 1953; GRAFTON 1965; BOTHMA 1966, 1971; VAN LAWICK 1970; ROWE-ROWE 1976).

In table 2 the results of faecal analysis are summarized. For both jackal species, collection dates of faecal samples were not equally distributed over the year, and the

majority of samples of the two species were taken at different times of the year. Furthermore, the samples were predominantly collected in the normal breeding area of the species, which were different for *C. mesomelas* and *C. aureus*. This renders

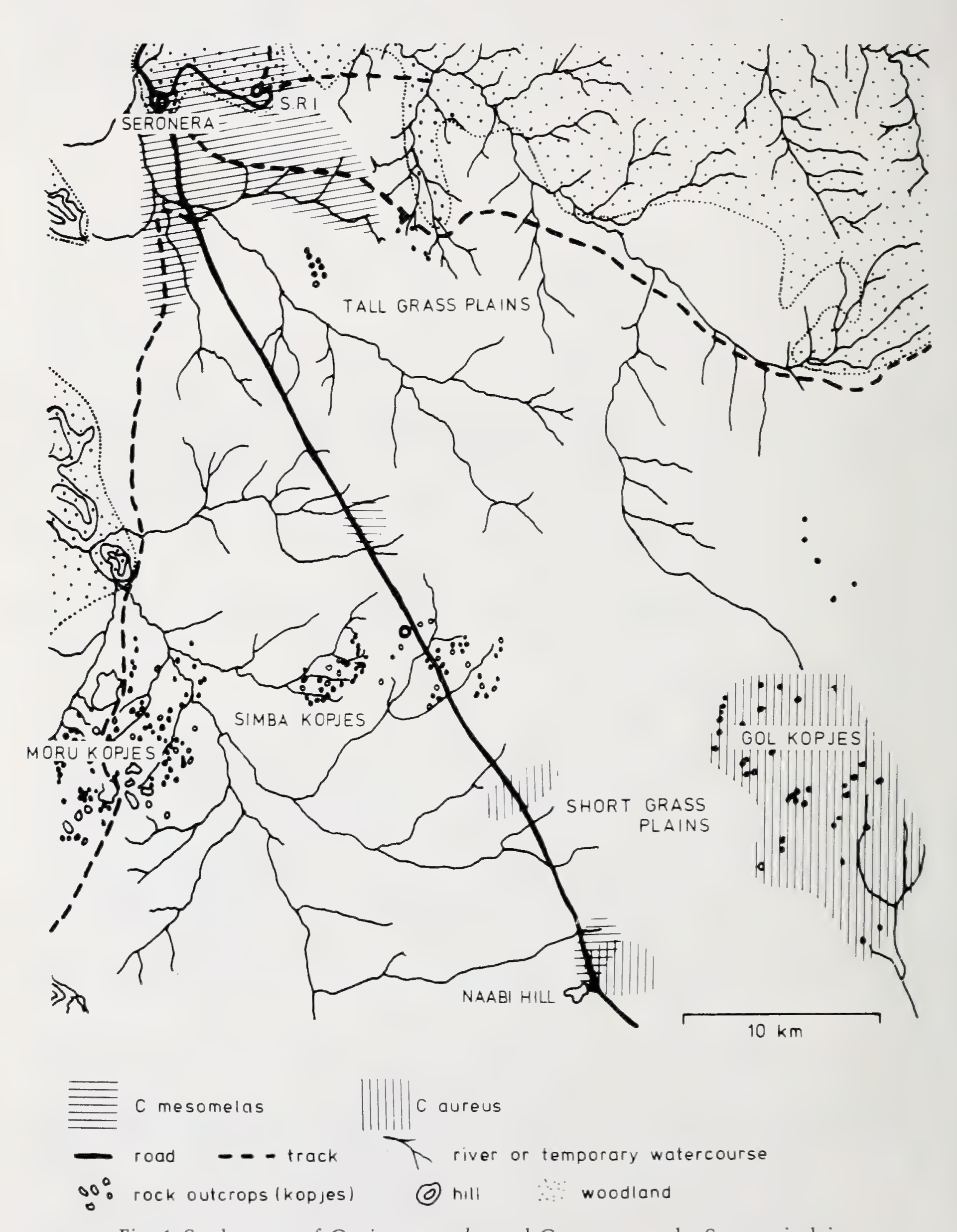


Fig. 1. Study areas, of *Canis mesomelas* and *C. aureus* on the Serengeti plains

Table 1

Qualitative list of food items of *C. mesomelas* and *C. aureus* in the Serengeti, compiled from direct observation, stomach contents and faecal analysis

(+ = eaten; s = scavenged; h = hunted)

	Food category	Species or item	C. mes.	C. aur.
Vertebrata	Big game	Zebra, Equus burchelli	+ s	+ s
		Wildebeest, Connochaetes taurinus	+ s	+ s
		Grant's gazelle, Gazella granti		+ s
		Ungulate placenta	+	
	Small game	Thomson's gazelle, Gazella thomsoni ad.	+ s h	+ s
		" " , " " fawn	+ h	+ h
		Grant's gazelle, Gazella granti, fawn	+ h	+ h
		Warthog, Phacocoerus aethiopicus, young	+	
		Spring hare, Pedetes capensis		+ h
		Cape hare, Lepus capensis	+ h	+
		Dwarf mongoose, Helogale parvula	+ h	
	Small mammals	Unidentified rodents	+	+ h
	Birds	Hildebrandt's starling, Spreo hildebrandti	+	
		Caspian plover, Charadrius asiaticus		+ h
		Unidentified bird	+	+
		eggs of Crowned plover, Stephanibyx coronatus		+
		eggs of Senegal plover, Stephanibyx lugubris		+
	Amphibia	Unidentified frog	+	
Invertebrata	Diplopoda	Unidentified species	+	
	Chilopoda	Centipedes		+
	Insecta (Coleoptera)	Coprinae (Dung beetles)	+	+
		" (Dung beetles), larvae	+	+
		Melolonthinae	+	+
		Carabidae	+	
		Buprestidae	+	
		other unidentified beetles	+	+
	Insecta (Isoptera)	Termites, Hodotermes mossambicus	+	
		Unidentified termites	+	
	Insecta (Orthoptera)	Gryllidae (Crickets)	+	+
		Blattidae (Cockroaches)		+
		Tettigonidae (Grasshoppers)	+	
		Acrididae (Grasshoppers)	+	+
	Insecta (Diptera)	Muscidae, pupa		+
	Arachnida	Unidentified spiders	+	+
Vegetable matter		Fruits of Balanites aegyptica	+	
		Grass	+	+
		Unidentified seeds	+	+
Other items		Sand and grit	+	+
		Paper, cardboard, cottonwool	+	+

comparisons between seasons and between the two species problematical. The data are nevertheless presented, because they reveal some interesting aspects of the jackals' diet.

Mammals, arthropods and vegetable food were the main food categories in both species. The data seem to indicate that mammals were more important as food for *C. mesomelas* than for *C. aureus*. This agrees with WYMAN's (1967) findings. In both species small game remains were present in most of the samples containing mammalian remains. Remains of scavenged big game were less frequent, indicating that jackals predominantly hunted their mammalian food themselves. *Balanites* fruits were not available to the *C. aureus* in the study areas and human refuse, indicated by paper and cardboard in the faeces, was also much more available to the *C. mesomelas* living in the inhabited Seronera area.

A comparison between wet and dry season samples in *C. mesomelas* indicates that this species eats more arthropod food in the wet season and more mammalian food in the dry season, a tendency which is not present in the *C. aureus* data.

Table 2

% of faecal samples containing remains of a given food category

In brackets: % of samples, in which remains of a given food category made up the greatest volume. (n = number of samples)

		Mammals				Birds	Arthropods		Vegetable matter		Paper
		total	Big game	Small game	Small mammals		total	Beetles	total	Balanites seeds	Cardboard
Canis mesomelas	all samples n = 45	82 (69)	11	71	11	7 (0)	38 (7)	33	87 (18)	29	7 (7)
	dry season May – Oct. n = 19	100 (79)	16	79	21	16 (0)	0 (0)	0	95 (11)	16	11 (11)
	wet season Nov. – Apr. n = 26	69 (62)	8	65	4	0 (0)	65 (12)	58	81 (23)	39	4 (4)
Canis aureus	all samples n = 37	57 (30)	5	35	22	3 (0)	100 (65)	97	51 (5)		3 (0)
	dry season May – Oct. n = 12	58 (42)	17	33	25	0 (0)	100 (58)	100	50 (0)		0 (0)
	wet season Nov. – Apr. n = 25	56 (24)	0	36	20	4 (0)	100 (68)	96	52 (8)		4 (0)

4 Foraging

4.1 Gathering

Gathering can be defined as a type of foraging behaviour, in which food items localized by random or non-random search need only be consumed. Food normally obtained in this way consists of relatively small items that do not run away and can hardly be stolen.

When ripe *Balanites* fruits were available, *C. mesomelas* systematically visited *Balanites* trees on their foraging tours. A *C. aureus* was repeatedly seen searching areas, where plovers had previously given alarm calls. It was presumably looking for eggs. *C. mesomelas* were regularly seen visiting the vicinity of houses for refuse at night. Remote refuse pits were searched even during the day. Jackals often were observed systematically visiting the dung heaps of large ungulates and searching for dung beetles. During one night a *C. aureus* was seen eating up to 37 beetles per 30 mins. It consumed predominantly beetles during the night. Dung beetle larvae developing within dungballs under ground were dug up and eaten by jackals of both species. Kruuk (1972) and Leakey (1969) presumed that jackals localize these larvae by listening to their gnawing sounds. Searching jackals sometimes found pieces of meat in grass tufts under bushes or fallen trees. In most cases it remained uncertainly whether a particular piece stemmed from the jackal's own previous meal or from that of some other animal.

4.2 Hunting

The term hunting is used here to designate means of acquiring food items, which are able either to escape or to fight back. Jackals usually jumped after flying dung beetles or clumsily fluttering birds at night and tried to knock them down with their

fore paws. They also caught mice, rats, frogs, lizards, etc. Species of such small size were hunted and eaten alone. If the prey was of the size of a Cape hare or bigger, two adult jackals often concentrated their hunting efforts on the same object.

4.2.1 *Hunting Cape hares and Spring hares*

When searching in bushes or high grass jackals sometimes disturbed resting Cape hares, which suddenly ran away. *C. mesomelas* tried to catch these Cape hares in 8 out of 9 instances. In most cases the hare ran faster than the jackals, or it disappeared into a hole. In 3 of the 8 hunts the hare was chased by a single jackal and only once was the chase successful. The remaining 5 hunts were carried out by 2 jackals simultaneously. Still only one of them was successful. *C. aureus* hunted 7 of 11 encountered Cape hares. None of the hunts was successful. Two single *C. aureus* were seen chasing Spring hares at night on 5 occasions. One was successful twice while the other was unsuccessful three times. For both jackal species data are not sufficient to demonstrate whether success rates of pair and individual hunts differ.

Cape hares seemed to have prefered resting places and holes, and relatively fixed escape routes, all of which jackals might have been able to learn on unsuccessful hunts. During extended observations, I had the impression that one pair of *C. mesomelas* systematically visited and searched the resting place of a hare, and that co-operation as well as their knowledge of the hare's escape route made their hunt successful:

13. 8. 1973: A pair of *C. mesomelas* was foraging in relatively high grass. The ♂ flushed a Cape hare and ran behind it for a few meters. Then both jackals left the hare's course and ran parallel to it, losing sight of the hare. Later the hare appeared again, turning in the direction of the jackals. They almost intercepted the hare's course, but it ran faster and reached a termite mound, where it disappeared into a hole. The jackals spent some minutes sniffing at the entrance of the hole, before they trotted on.

21. 8. 1973: The same pair was foraging in the same area. They trotted towards the high grass area where the ♂ had encountered the hare the last time. The ♀ flushed a hare almost in the same place. It escaped in the same direction as last time with the female jackal close behind. The male jackal ran approximately 15 m parallel to them, watching and almost overtaking them. The hare ran very fast, turning towards the male jackal and the termite mound. It managed to cross in front of the jackal. As it reached the termite mound the jackal was only 1 m behind, so the hare could not stop to enter the hole. It ran past the hole with both jackals in pursuit. They all disappeared behind an elevation. — When I saw them again the ♂ was carrying the dead hare, followed by the ♀.

This successful hunt was at least the second attempt to catch a hare, which most probably was the same individual.

4.2.2 *Hunting gazelle fawns*

C. mesomelas were observed hunting a Grant's gazelle fawn once and Thomson's gazelle fawns 18 times. *C. aureus* were seen hunting Grant's gazelle fawn twice and on 12 occasions Thomson's gazelle fawns. The fawns were regularly left by their mothers in patches of tall grass or on the short grass plains between small shrubs or broad-leaved herbs. There they crouched and took flight only when closely approached.

When a jackal searched for a gazelle fawn, it trotted straight towards an aggregation of female Thomson's gazelles with its head held high. The ♂ of a pair normally took the more active part. Upon arrival it very actively zigzaged in the area, searching the ground especially in patches of high grass or shrubs. When it found nothing it scanned the horizon and then trotted straight towards another group of

gazelle ♀♀ where the searching of the ground was repeated. This strategy was most often observed in *C. aureus* on the open plains.

C. mesomelas pairs were often seen systematically searching patches of tall grass. When a fawn jumped up in front of the searching jackals, it was always captured as the jackals could secure it undisturbed by the fawn's mother. Such „pick-ups" could easily be distinguished from chases. Chases usually resulted when a fawn was found near its mother, and could run away because the mother defended it, or when the jackal spotted a fawn from a distance of up to 200 m and started running towards it. Chases were not always successful. In *C. mesomelas* 13 out of 17 resulted in a kill, and in *C. aureus* only 6 out of 13.

When chased by a jackal young fawns tended to run in a circle; this was to their disadvantage because the second jackal often had time to join the hunt even at the height of the chase. Older fawns normally escaped in a straight line, which made it more difficult for the second jackal to catch up and take part in the chase and killing. During the chase the adult gazelle normally tried to zigzag between the jackal and the fawn, disturbing the jackal's course. When the fawn had been pulled down, it's mother attacked the predator with her horns. The hunter usually gave way and was vigorously pursued, thus having little opportunity to concentrate on the fawn. Sometimes more than one female gazelle attacked the jackals.

The jackals of both species had no special killing bite for gazelle fawns. They opened the body cavity of the quarry as soon as possible, usually starting at the groin and disembowelling it. Thomson's gazelle fawns were usually dead in about half a minute.

A single jackal had great difficulties holding a fawn on the ground, when it was constantly attacked by the fawn's mother. When 2 jackals were taking part in the hunt, one was chased by the gazelle, while the other could concentrate on the fawn. One would expect therefore that hunting success rates are higher in pair hunts than in individual hunts.

Table 3

C. mesomelas			C. aureus		
No. of hunting jackals	No. of defending gazelles	Kills	No. of hunting jackals	No. of defending gazelles	Kills
3	ca. 1o	o	2	2	1
3	1	1	2	2	1
2	2	o	2	1	1
2	1	1	2	1	1
2	1	1	2	o	1
2	1	1	1	2	o
2	o	1	1	1	1
2	o	1	1	1	o
1	1	1	1	1	o
1	1	o	1	1	o
1	1	1	1	o	o
1	o	1	1	o	o

In table 3 the gazelle fawn chases are summarized, in which the number of hunting jackals and the number of defending adult gazelles were known. Hunting success rates, average number of defending gazelles per hunting jackal and the ratio between single hunts and pair or group hunts did not significantly differ between the two jackal species.

Table 4

		Kendall rank correlation coefficient τ					
		C. mesomelas (n = 12)		C. aureus (n = 12)		C. mes. + C. aur. (n = 24)	
Variable 1	Variable 2	τ	p*	τ	p*	τ	p*
No. of hunting jackals	No. of defending adult gazelles	0.65	< 0.004	0.78	< 0.0005	0.65	< 0.00001
No. of hunting jackals	Hunting success of jackals	0.15	> 0.5	0.99	< 0.00001	0.52	< 0.0005
No. of defending adult gazelles	Hunting success of jackals	−0.45	< 0.05	0.55	< 0.02	0.14	< 0.4
No. of defending gazelles per jackal	Hunting success of jackals	−0.50	< 0.03	0.15	> 0.5	−0.15	< 0.3

*p – values are two-tailed ; n = number of hunts

Table 4 shows the relationships between various aspects of the fawn hunts. In *C. aureus* the Kendall rank correlation coefficient (Siegel 1956) revealed that pair hunting was significantly more successful than individual hunting. This effect was not detectable in the *C. mesomelas* data, where success rates in individual and pair hunts were equal.

When more adult gazelles per jackal were defending the fawn, the *C. mesomelas* were significantly less successful in the hunt. This was not true for *C. aureus*. In this species a positive correlation between number of defending gazelles and success of jackals was found, which was probably due to the highly positive correlation between numbers of jackals and adult gazelles involved in the fawn chases.

In both species the Kendall partial rank correlation coefficients[2] revealed a positive relationship of jackal numbers and a negative relationship of adult gazelles' numbers with the hunting success of the jackals. The partial correlation between numbers of jackals and numbers of defending gazelles was positive.

Although different relationships were found significant in the two jackal species, none of the species differences were significant. Some of the variation in the data was probably due to factors which had not been recorded in the field such as the distance of the fawn at the onset of the chase, cover available to the fawn and minor age differences between the fawns.

Since Wyman (1967) used combined data for *C. mesomelas* and *C. aureus*, the results of the pooled data (24 hunts) of both species in this study are given in table 4 for comparison.

4.2.3 Hunting adult gazelles

Although the jackals of the Serengeti might be able to subsist on insects, fruits and small rodents alone (Schaller 1972) and their biggest regular prey animals are gazelle fawns, jackals have sometimes been observed killing larger prey animals. I occasionally saw *C. mesomelas* ♂♂ rush suddenly towards adult female Thomson's gazelles. All such gazelles leisurely stotted away, and the jackals did not pursue them further than about 20 m. In this way jackals might have been testing whether a gazelle was sick and therefore easy prey.

While I never observed jackals attacking adult Grant's gazelles, 4 serious attempts

[2] No test of significance for the Kendall partial rank correlation coefficient is available (Siegel 1956).

on grown-up Thomson's gazelles (2 by *C. mesomelas* and 2 by *C. aureus)* were recorded. In the only successful one a *C. mesomelas* ♂ killed an adult male Thomson's gazelle, which was probably sick, because it seemed exhausted after a slow chase of only 300 m.

Other authors have made similar observations, showing that jackals of both species are able to successfully hunt bigger prey than gazelle fawns (van der Merwe 1953; van Lawick 1970; Kruuk 1972; Schaller 1972; Sleicher 1973).

4.3 Scavenging

Searching for refuse near human habitations is sometimes called scavenging, although it cannot really be distinguished from gathering small food items in other areas. Typical scavenging is eating from a sizeable prey, which had been killed by disease, another predator, or in an accident. The essence of this rather vague term seems to be that a scavenger eats prey, which would otherwise have required a considerable hunting or searching effort.

The jackals of the Serengeti were often seen at refuse pits and at night between houses where they occasionally found small food items. Carcasses of various animals were also sometimes available to the jackals. Occasionally I encountered several dead but untouched adult Thomson's gazelles scattered on the open plains. They had probably died of some disease. Cape hares and gazelles were often killed by cars at night.

Jackals were regularly encountered near kills of larger predators. They were attracted from great distances to places where vultures alighted or were assembled. Giggling sounds of spotted hyaenas quarreling over a kill equally attracted jackals from many hundred of meters. Near a lion kill jackals normally waited until the lions walked off, but a bold jackal sometimes obtained a piece of meat even earlier by a fast dash at the carcass. Spotted hyaenas scattered pieces of their kills much more widely than lions or cheetahs did, and thus jackals often found a piece of meat in the vicinity of a hyaena kill without having to advance to the carcass.

Wyman (1967) tried to estimate the relative importance of scavenging for jackals. From faecal analysis he estimated the percentage of food obtained by scavenging as about 3 % for both jackal species on the Serengeti plains. Although he probably underestimated the importance of scavenging, as he regarded adult Thomson's gazelles as not being scavenged, the fact remains that in the Serengeti jackals live mainly on self-caught invertebrate and vertebrate food.

5 Food competition

In the Serengeti, where prey abundance is hardly affected by predation (Kruuk 1972), most competitive interactions between predators were observed in the presence of carcasses. Especially where predators are numerous, as in this area, strategies allowing scavenging another's prey as well as strategies against being robbed by others can be expected to be favoured by natural selection.

5.1 Observations of competitive interactions

5.1.1 Jackals versus other meat eaters

Access to a carcass occupied by others and success in defending prey against scavengers largely depends upon the animal's relative physical strength. In terms of this

variable both jackal species seemed to be inferior to lions, cheetahs, and African wild dogs, with whom they often competed for food.

At big carcasses, jackals were regularly found in competition with marabou storks, vultures, or eagles. When they found a dead animal already occupied by many vultures, they rushed towards them with their heads low, ears flattened and tails whipping from side to side. In this manner they could usually scare away all vulture species from the carcass for some time. However, I saw them give up eating after too many vultures had aggregated. They fed again, when the vultures had been scared away by hyaenas. Small game like gazelle fawns or hares, on the other hand, rarely attracted carnivorous birds, and when birds were present, they never numbered more than four.

In the Serengeti, the most important robber of the jackals' prey was the spotted hyaena. This species was very common in the area and it often appeared soon after the jackals had caught a sizeable prey. I saw *C. mesomelas* capturing hares or gazelle fawns 17 times. They lost the entire prey to a hyaena 4 times, and about half of it twice. In one case the outcome was uncertain. In the remainder of instances, they were able to eat their prey entirely, and once a jackal, chased by a hyaena, successfully escaped with a small piece of meat in its mouth. *C. mesomelas* lost in effect 5 of their 17 self-caught prey, which was about 30 %. This is even more than the 3 % of food, which according to WYMAN (1967) they normally gain by scavenging. The competitive pressure on *C. aureus* might not be so strong. Of 9 observed kills only one entire gazelle fawn (11 %) was lost to hyaenas.

Similar instances of jackals being robbed of their prey by spotted hyaenas have been reported by KRUUK (1972).

C. mesomelas that I could follow on feeding trips at a distance of 15—30 m, were reluctant to let me drive closer than about 40 m after they had killed a fawn or a hare. When I did, they tried to run away with the prey. *C. aureus* were also much shyer with regard to my car after killing a gazelle fawn. The increased flight distance seemed to reflect the jackals' awareness of a potentially stronger competitor. It indicates the existence of competitive pressure, which need be avoided immediately after making a kill.

5.1.2 Canis mesomelas versus Canis aureus and inter-group competition

In some instances *C. mesomelas* drove *C. aureus* off a carcass, in others *C. aureus* seemed to dominate over *C. mesomelas* in similar situations. In the Ngorongoro crater WYMAN (1967) had often seen both jackal species feeding side by side on kills. Thus, from the few observations no conclusions about interspecific dominance relationships between the two jackal species can be drawn.

When different pairs or family groups of *C. mesomelas* met around a carcass, I regularly observed agonistic encounters such as threats and short chases between them. Different pairs or groups of *C. aureus* seemed to meet less often at carcasses than *C. mesomelas* groups. Several times I saw a pair of *C. aureus* eating a carcass while two others watched them from a distance of 200—300 m without approaching. I never observed such situations in *C. mesomelas.*

5.1.3 Caches being plundered

After the jackals had eaten their fill, the remains were stored in holes or under bushes. But these caches were frequently plundered by other animals. Tawny eagels *(Aquila rapax)* often sat watching a jackal hide a piece of meat, and flew over to it after the jackal had left. I saw jackals returning to their cache many times to chase off such eagles. Once 5 Tawny eagles were seen quarreling over the leg of a gazelle fawn,

which a *C. aureus* had hidden in a hole 80 min beforehand. Tawny eagles seemed to plunder jackal caches fairly systematically. There are other species such as spotted hyaenas, porcupines, mongooses, small cats or even other jackals, which might eventually find caches and eat the contents (see also VAN LAWICK 1970).

5.2 Strategies against being robbed

There are some aspects of the jackals' behaviour in the presence of their prey, which appear to be adaptations against being robbed by stronger carnivores.

5.2.1 Dividing up prey before eating

After an individual or a pair of jackals secured prey such as a gazelle fawn or a hare, one or both divided the animal into a front and a rear piece. The pieces were eaten alone by the individuals at distances of 5 to 40 m. Single jackals, having cut up the prey into two pieces, would regularly cache the first piece and come back and eat the other, or also cache it. The advantage of this behaviour became obvious when I watched two *C. mesomelas* eating the two pieces of a Thomson's gazelle fawn, while being 40 m apart. A hyaena approached and robbed the female jackal of her piece. In the meantime the ♂ quietly sneaked away with his part of the prey. Later the pair shared the male's piece. Had the prey not been divided up, the hyaena would have taken the lot.

I never observed a jackal actively defending its prey against a hyaena, and I never saw hyaenas being mobbed (i.e. barked at with biting intentions) after stealing the jackals' prey. In both species, vigorous and successful attacking of hyaenas was only observed in the defence of the den with cubs.

5.2.2 Fast eating

The sooner the food reaches the stomach the smaller are the chances of losing it to others. This might be the reason why jackals and other meat-eaters, such as vultures, spotted hyaenas, or African wild dogs, so hectically devour big carcasses. Jackals swallowed fist-sized pieces of meat without chewing them. However, when they ate small food items like beetles, mice or small single pieces of meat, which could hardly be stolen, they took time to chew, and the feeding movements were much slower.

5.2.3 Caching food

Jackals of both species cache food in the same manner as many other canids (see MACDONALD 1976). Normally pieces to be cached were carried in the mouth. I saw a *C. mesomelas* cache regurgitated food once only.

From his observations, WYMAN (1967) got the impression that the majority of jackal caches were recovered within 24 h. I once observed a *C. mesomelas* retrieving a cached piece of meat after 13 h, and a *C. aureus* dug out some meat, which he had cached about 6 h previously.

As a rule, meat was not normally cached where it could most easily be retrieved (e. g. near resting places), but where it could rapidly be cached. This was in the vicinity of a large carcass or where the self-caught prey was eaten. When a jackal was carrying a piece of meat, it could be detected from a distance of 300—500 m with the aid of binoculars. Spotted hyaenas also seemed to be able to see it from a great distance. They regularly approached and chased such a jackal trying to steal its food. It therefore seems advantageous for jackals in the Serengeti to cache food close to the place

where it was obtained. However, I saw *C. aureus* carrying heads of gazelle fawns to the young over hundreds of meters several times. Maybe they did it, when they could see that there were no hyaenas around, which was possible on the open short grass plains.

5.2.4 Hunting in pairs for fast exploitation of prey

The more group members, which take part in the exploitation of a prey, the sooner the prey is consumed, and the smaller the chances of losing some of it to stronger competitors. Thus hunting in pairs instead of singly can not only increase hunting success on bigger prey, it can also reduce losses of prey to competitors like hyaenas.

6 Discussion

When all observed hare and gazelle fawn hunts are analysed together (25 chases in each jackal species), *C. mesomelas* was successful in 60 % and *C. aureus* in 32 %. Comparing these rates with the overall hunting success rates of lions (26 %, after SCHALLER 1972), spotted hyaenas (35 %, after KRUUK 1972), cheetahs (70 %, after SCHALLER 1972) and wild dogs (70–86 %, SCHALLER 1972; ESTES and GODDARD 1967), one recognizes *C. mesomelas* as a highly successful hunter, while *C. aureus* is only moderately successful. This might be one reason, why the latter seemed to rely more on small invertebrate food (Table 2, and WYMAN 1967).

Single *C. aureus* were successful in 14.3 % of their gazelle fawn chases, while pairs were always successful. *C. mesomelas* killed the fawn in 75 % of their chases under both conditions (see table 3). WYMAN (1967) gave hunting success rates for both species together as 16 % for individual hunts and 67 % for pair hunts. When the data for both species in this study are pooled the success rates are 36.4 % for individual hunts and 84.6 % for jackals hunting in groups of 2 or 3. The increase in hunting success is more than proportional to the number of hunters and thus reflects the effect of actual co-operation of members of the hunting party (see also KRUUK 1975).

In both jackal species a significant positive correlation was found between the numbers of jackals and adult gazelles actively involved in a fawn hunt. This could reflect an anti-predator behaviour of gazelle ♀♀: that they tend to defend a fawn in greater numbers when more jackals hunt it. But behavioural observations favouring this idea are not available, and it therefore remains only one of several possible interpretations of the correlation.

Jackals hunting adult gazelles in packs of more than two individuals were seldom observed. There are several possible reasons for the rareness of pack hunting in jackals in areas where other carnivores (e.g. wild dogs) successfully hunt in packs:

1. Success rates of jackal packs which are not known, might be too low because adult gazelles run much faster than short-legged jackals. Sick gazelles, on the other hand, which are easier to catch, might be too rare to justify regular pack formation. Furthermore, specializing in capturing healthy adult gazelles might lead to increased body size in jackals, which could cause an inability to subsist on small food items alone. This might reduce other advantages of the jackals' present ecology, and render pack hunting inefficient.
2. There might be unknown factors of a social nature counteracting pack hunting, even though the jackals seemed to have the social potential to form packs: a. The various hunting groups of 3–7 *C. aureus* observed by VAN LAWICK (1970) most probably consisted of pairs with their grown-up offspring. b. Yearlings which were probably the offspring of the former season, were often seen around the dens

of adult pairs with small cubs. However, these yearlings were never observed joining the adult pair on a foraging trip, even when they left the den at the same time (LAMPRECHT in prep.).

3. An important factor, which could limit hunting groups size in jackals, as well as increase it in other carnivores, is competition over carcasses. As argued elsewhere (LAMPRECHT 1978), the jackals might pursue a strategy of inconspicuousness, by hunting small game in small groups, to avoid losing their prey to physically stronger scavengers, especially spotted hyaenas.

Acknowledgements

I would like to express my gratitude to the Trustees of Tanzania National Parks, to the director of National Parks, and to the directors of the Serengeti Research Institute, Drs. H. LAMPREY and T. MCHARO, for allowing me to work in the Serengeti and for actively supporting my project. I am very much indepted to Prof. Dr. W. WICKLER, who sent me to East Africa and always showed great interest in my work.

I owe many observations and some faecal samples to the friendly co-operation of many of my collegues at the S.R.I., especially to Dr. J. ROOD and his wife HAZEL, to G. and L. FRAME, to D. and A. KREULEN, and to D. SCHMIDL. Occasional observations were contributed by Dr. B. BERTRAM, J. BUNNUNG, Dr. H. LAMPREY, H. VAN LAWICK, Dr. C. PENNYCUICK, Dr. A. R. E. SINCLAIR, Prof. Dr. F. WALTHER, and H. DE WITT.

I am most grateful to Dr. H. KRUUK, Dr. D. MACDONALD, Prof. W. WICKLER and my collegues at the Max-Planck-Institute for inspiring discussions, and also to J. DITTAMI, Dr. J. ROOD and Dr. U. SEIBT for helpful criticism of the manuscript. Lastly I would like to thank Mr. J. DITTAMI for his help with the English translation and Ms. H. BUHROW for drawing the figure.

Zusammenfassung

Nahrung, Nahrungserwerb und interspezifische Beutekonkurrenz von Schakalen des Serengeti National Parks, Ost-Afrika

Untersucht wurden Nahrungszusammensetzung, Methoden des Nahrungserwerbs sowie Beutekonkurrenz mit anderen Fleischfressern bei Gold- und Schabrackenschakalen (*Canis aureus* L. und *C. mesomelas* Schreber).

Beide Arten fraßen Arthropoden und Pflanzenteile, jagten Mäuse, Kaphasen, Springhasen, Gazellenkitze und in einigen wenigen Fällen adulte Thomson Gazellen. Thomson Gazellenkitze waren die häufigsten größeren Beutetiere beider Schakalarten. Auf der Kitzjagd waren die Paare erfolgreicher als Einzeljäger (signifikant für *C. aureus*). Der Jagderfolg war um so geringer, je mehr adulte Gazellen-♀♀ das attackierte Kitz verteidigten (signifikant für *C. mesomelas*). Bei der Jagd auf Kitze und Hasen waren *C. mesomelas* insgesamt in 60 %, *C. aureus* in 32 % der Versuche erfolgreich. Beide Arten verloren einen beträchtlichen Teil ihrer eigenen Beute (*C. mesomelas* bis zu 30 %) an räuberische Fleckenhyänen. Außerdem wurden ihre Futterverstecke oft von Raubvögeln und anderen Fleischfressern geplündert. Die folgenden Verhaltensweisen dürfen der Verminderung von Beuteverlusten an räuberische Konkurrenten dienen: (a) Das Teilen der Beute unmittelbar nach dem Fang, verbunden mit dem Fressen der Stücke an verschiedenen Plätzen, (b) rasches Fressen, (c) Futterverstecken in der Nähe des Kadavers, und (d) Jagen in Paaren zur rascheren Verwertung der Beute.

References

ANDERSON, G. D.; TALBOT, L. M. (1965): Soil factors affecting the distribution of the grassland types and their utilization by wild animals on the Serengeti Plains, Tanganyika, J. Ecol. **53**, 33—56.

BELL, R. H. V. (1971): A grazing ecosystem in the Serengeti. Sci. Amer. **225**, 86—93.

BOTHMA, J. DU P. (1966): Notes on the stomach contents of certain carnivora (Mammalia) from the Kalahari Gemsbok Park. Koedoe No. **9**, 37—39.

BOTHMA, J. DU P. (1971): Food of *Canis mesomelas* in South Africa. Zoologica Africana **6**, 195—203.

ESTES, R. D.; GODDARD, J. (1967): Prey selection and hunting behaviour of the African wild dog. J. Wildl. Management **31**, 52—70.

GRAFTON, R. N. (1965): Food of the Black-backed jackal: a preliminary report. Zoologica Africana **1**, 41—53.

Hendrichs, H. (1970): Schätzungen der Huftierbiomasse in der Dornbuschsavanne nördlich und westlich der Serengetisteppe in Ostafrika nach einem neuen Verfahren und Bemerkungen zur Biomasse der anderen pflanzenfressenden Tierarten. Säugetierkundl. Mittl. **18**, 237—255.

Hendrichs, H. (1972): Beobachtungen und Untersuchungen zur Ökologie und Ethologie, insbesondere zur sozialen Organisation ostafrikanischer Säugetiere. Z. Tierpsychol. **30**, 146—189.

Kruuk, H. (1972): The Spotted Hyena. A study of Predation and Social Behaviour. Chicago, London: University of Chicago Press.

Kruuk, H. (1975): Functional aspects of social hunting by carnivores. In: Function and Evolution in Behaviour. Ed. by G. Baerends, C. Beer, and A. Manning. Oxford: Clarendon Press. pp. 119—141.

Lamprecht, J. (1978): The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores. A hypothesis. Z. Tierpsychol. **46**, 337—343.

Lawick, H. van, and Lawick-Goodall, J. van (1970): Innocent killers. London: Collins.

Leakey, L. S. B. (1969): Animals of East Africa. The National Geographic Society, Washington.

MacDonald, D. W. (1976): Food Caching by Red Foxes and some other Carnivores. Z. Tierpsychol. **42**, 170—185.

Merwe, N. J. van der (1953): The Jackal. Fauna and Flora, Transvaal No. **4**, 1—83.

Rowe-Rowe, D. T. (1976): Food of the black-backed jackal in nature conservation and farming areas in Natal. E. Afr. Wildl. J. **14**, 345—348.

Schaller, G. B. (1972): The Serengeti Lion. A Study of predator-prey relations. Chicago, London: The University of Chicago Press.

Siegel, S. C. (1956): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York, London: McGraw-Hill.

Sinclair, A. R. E. (1974): The natural regulation of buffalo populations in East Africa. I. Introduction and resource requirements. E. Afr. Wildl. J. **12**, 135—154.

Sleicher, C. A. (1973): An attack by jackals on an adult male Thomson's gazelle. Bull. East Afr. Nat. Hist. Soc. July 1973, 99—100.

Wyman, J. (1967): The jackals of the Serengeti. Animals 1967, 79—83.

Author's address: Dr. Jürg Lamprecht, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8131 Seewiesen

Why deer shed antlers[1]

By V. Geist and P. T. Bromley[2]

Faculty of Environmental Design and Department of Biology, University of Calgary, Alberta

Receipt of Ms. 2. 2. 1978

Abstract

This paper discusses hypotheses explaining the shedding of antlers and horn-sheaths in deer and *Antilocapra* respectively. A number of earlier hypotheses pertaining to antler-shedding are reviewed critically; the views that antlers evolved to store excess minerals or hormones or shed excess heat are found wanting.

A theory explaining the shedding of hornlike organs must account for the origin of this

[1] This work was supported by a grant from the National Research Council of Canada to Dr V. Geist.

[2] Dr P. T. Bromley is now Wildlife Extension Specialist at the Department of Fisheries and Wildlife Sciences, Virginia Polytechnic Institute Blacksburg. Virginia 24061. U.S.A.

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0223$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 223—231

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

phenomenon and its subsequent differentiation in different groups of deer and in *Antilocapra*. We agree that the Kitchen-McCullough hypothesis explains the phylogenetic origin of horn-shedding in the Antilocapridae and point out that it explains the peculiar horn cores of the extinct merycodontids. In deer, antlershedding probably arose originally analogous to must in elephant or to differential coat colouring in the Indian black buck. Antlers were strictly associated with the rut state. The shedding of antlers is then related to female mimicry as a means for exhausted males to escape predation after the rut. An alternative to female mimicry by males is to segregare from females after the rut, a strategy adopted by highly evolved old-world deer. Antler shedding here is timed by the spring disbandment of males. The foregoing hypotheses explain a diversity of phenomena previously unexplained in the biology of old-world and new-world deer as well as *Antilocapra*.

Introduction

One of the mysteries of ungulate biology is why deer shed antlers annually. Among the hollow-horned ruminants, only the American pronghorn antelope has a distinct annual cycle of shedding and regrowing its horns. We are not concerned here with the proximal or physiological causes of antler or horn shedding. For those interested in these processes, we refer to Goss (1963, 1970) and O'Gara and Matson (1975) for deer and pronghorns respectively. We are concerned with the ultimate or evolutionary causes of shedding. Why is it adaptive for deer and pronghorns to shed and regrow antlers and horns respectively?

In their reviews of antler functions. Bruhin (1953) and Bubenik (1966) listed three hypotheses proposed for the existence of antlers within which shedding and regrowth are a mandatory part. In this type of hypothesis it is the growing, but not the grown, hard antlers which fulfil some presumed annual function, so that the grown antler must be shed before a new growing set of antlers can fulfil the proposed role. The first hypothesis is that of Krieg (1937 in Beninde 1937), supported by Beninde (1937) that antlers in their velvet state help to rid the body of excess minerals in the diet. The antlers are perceived as relief valves of a sort that free the body from an unneeded surplus. This hypothesis is shot down by the fact deer raid their skeletons for minerals in growing antlers (see Bubenik 1966; Goss 1970).

The second hypothesis proposed by Wildhagen (in Bubenik 1966) and Stonehouse (1968) sees the growing of antlers as a means of removing heat from the body during the spring and summer feeding flush. At that time, deer feed intensely, they grow fat, and the process of lipogenesis generates waste heat. Here it is surplus heat, not minerals, which are removed from the body. This hypothesis is untenable for many reasons, enumerated by Geist (1968) and Henshaw (1969).

The third hypothesis, proposed by Ries and by Zapf (in Goss 1963 and Bubenik 1966) sees antlers as a storehouse of sex hormones deposited in the antler during the period of growth and available after velvet shedding for the rut. This hypothesis founders on the fact that antlers are dead bone after the velvet is shed, without any vascularization that could carry hormones from the antlers to the body (Goss 1963; Bubenik 1966).

None of these hypotheses are tenable. None predicts the time when deer should shed antlers, or explain the differences in the time of shedding between species.

Heck (1956), on the basis of his long experience with deer in zoological gardens, noted that antlers grow brittle and lose their effectiveness as organs of combat if not shed. To remain pliable effective weapons and defences, antlers clearly ought to be shed and regrown annually: This hypothesis is a case of special pleading. It does not explain why pronghorns ought to shed horn sheats, fails to explain differences in shedding patterns between species, sexes and ages, and begs the question as to why harder and more durable antlers could not have been evolved.

KITCHEN (1974), referring to an idea of D. MCCULLOUGH, explained shedding of horns in pronghorns as a mandatory consequence of the peculiar manner of horn growth in this species. In essence, if a pronghorn grows a set of horns, it cannot enlarge these subsequently. It can grow a larger horn only by casting the horn sheath of the old one, much as a deer cannot grow larger antlers without casting the old ones. In pronghorns the horn grows apically both upward and downward. If horn were added to the base of the old horn sheath, the old horn sheath would be lifted off and the growth centre would be sheared off. This is an ingenious special-case explanation and probably the correct one for the oldest phylogenetic reason for horn shedding in antilocaprids. Clearly, with apical growth, an annual enlargement of horns can only be achieved by horn shedding and growth of a larger horn sheath, as well as an annual increase in the horn core, as apparently practised by the merycodontids. This would be the first explanation offered for their peculiar morphology, as illustrated and discussed in BUBENIK (1966). The KITCHEN/MCCULLOUGH hypothesis does not, however, explain why territorial bucks lose their horns before bachelor males or why horns are shed following the rut rather than many months later in the following spring. The foregoing illustrates an important point: there is some old phylogenetic reason why horns are shed and there are evolutionary reasons controlling the timing of the shedding.

At first glance, the following hypothesis appears a valid explanation of an ultimate evolutionary reason for antler shedding: it permits individuals to assume two different forms of resource exploitation, whereas the possession of permanent weapons limits the individual to one role only. This concept arose in discussing the evolutions of weapon systems (GEIST 1978a). Consider a small-bodied territorial ungulate. In forms such as these we find weapons maximizing surface damage, a correlate of resource defence. If its weapons are permanent, it may be fixed into year-round territorial defence. If it can shed its weapons, it can adopt an entirely different strategy of resource exploitation during the time in which new weapons are grown. This idea predicts that, if a small tropical deer should defend a territory all year round, it will not shed weapons annually. The genus *Mazama* may be such a deer (WAGNER 1960). It also predicts that in a family in which weapons cannot be shed, a given geographic area will be exploited by a multitude of species; in a family with weapon shedding, only a few, ecologically plastic and geographically widespread, species will be found. The evidence for ungulates is scanty but in line with these predictions (GEIST 1978a). However, as a hypothesis explaining antler shedding, it is untenable because it confuses cause and effect. Ecological plasticity can be considered a consequence of antler shedding, not its cause.

In a quest for the ultimate cause of antler shedding and regrowth, we must turn to the most primitive cervids, the tropical and subtropical old-world deer. Only for these, but not for the new-world equivalent, is there a useful paleontological record, so that we can identify old and young forms (THENIUS and HOFER 1960). Even the oldest form, as represented by *Muntjacus,* sheds antlers. In some, such as muntjacs from Ceylon, there is a weak synchrony of antler shedding (BARRETTE 1977); in others, such as muntjacs from Java, there appears to be none (HOOGERWERF 1970). Breeding seasons were not found in the Ceylon muntjac, and BARRETTE (1977) emphasizes the lack of synchrony between antler growth and reproductive activity. Males with growing antlers, thus, remain sexually active, in contrast to northern deer such as red deer, for instance (LINCOLN 1972). In other deer from the subtropics and tropics, males experience annual rutting periods, but not all males may be in rut simultaneously, as in the chital (SCHALLER 1967; BARRETTE 1977) and, to a lesser extent, in the Timor deer *(Rusa timorensis).* It ist not clear at present if, in these deer, males with growing antlers are incapable of breeding.

The phenomenon of antler shedding in the muntjac is, in principle, similar to must in the Indian elephant *(Elephas).* Although males remain sexually potent all year round, they may enter into a special rutting state, a state apparently conditional on a surplus of energy from maintenance (Geist 1974a). We find a similar phenomenon, apparently, in the Indian black buck *(Antilope cervicapra).* Here males grow a dark coat, not so much upon reaching sexual maturity, but upon reaching relatively high dominance. Thereafter, males remain dark provided they remain dominant, while bachelor males may return to a reddish female-like summer coat. The degree to which males assume dark coat colour is thus a function of social position (Cary 1976). We therefore must note that changes in coat colour in the black buck, antler growth and shedding in primitive old-world deer and must in Indian elephants appear to be analogous phenomena. It appears that in such a system males may opt out of a highly competitive and expensive rutting state into one of reduced dominance, but without total loss of sexual potency. Even in a rather constant environment, some synchrony of mating may be selected for. Then males may be forced into a strategy of accumulating resources for strenuous mating activities and expending them during a short intense rut (see Geist 1978a). Antler shedding, thus, probably originated in ancestral deer with a save/expend strategy in reproduction through selection against males which prolonged the rut state; when exhausted males shed weapons and symbols of maleness and dropped out of the rut. A secondary consequence of this was an enhanced ecological plasticity, as indicated here earlier and in Geist (1978a).

Antler shedding and antipredator strategies

Whatever the ancient phylogenetic causes of antler and horn shedding in deer and antilocaprids may have been, in present forms we find a considerable diversity in the timing of shedding and patterns of hornlike organs. It is this which needs to be explained.

Bromley (1977) proposed the following hypothesis for horn shedding in pronghorns: horn shedding is a phenomenon which, first, reduces predation on males by female mimicry and, second, permits closely knit bisexual herds in winter. The males shed their male image by shedding horns. Bromley argued that males become thoroughly exhausted by the rutting activities and are, therefore, less capable of sustained running than females. After the rut, the males remain with females. Therefore, culling predators would soon associate the male image with greater ease of capture, and would concentrate on the males. Males incapable of shedding horns and assuming a female image would fall victim to predation relatively frequently. Bromley (1977) identified a series of attributes of pronghorn males with shed horn sheaths that at a distance would help them pass for females. Moreover, in the bisexual wintering herds, the reduction of agonistic signals on the males would permit males and females to forage without undue excitement caused by the males. Excitation is very costly in calories (see Geist 1971a, 1974b). If males winter with the same females they breed, and therefore are able to increase the cost of maintenance for females who now carry their offspring, selection will favour males with neutral appearance while females are gestating.

Bromley's (1977) hypothesis explains why in pronghorns the horns ought to be shed right after the rut, and why territorial males should shed earlier than the non-territorial males (Kitchen 1974). Clearly, the territorial males ought to be the most exhausted ones. We do not know, unfortunately, the amount of weight lost by pronghorn males during the rut; for other temperate- and cold-zone ungulates it is considerable (Knaus and Schröder 1975; Heptner and Nasimovic 1967; Banni-

KOV et al. 1961). BROMLEY's hypothesis hinges on the assumption that antelope avoid predation by congregating with conspecifics. That such is a mechanism of reducing predation is today an accepted theory (TREISMAN 1975). That the retention of 'maleness' mitigates against uniform spacing of individuales was demonstrated experimentally on chaffinches by MARLER (1956). This finding was developed further by MOYNIHAN (1968), who verified that aggregation is fascilitated by similarity in body marking and form. HAMILTON and BARTH (1962) proposed that the casting of brillant plumage and replacing it with a drab female plumage by sexually dimorphic males reduces predation during migration in large flocks. BROMLEY's hypothesis is predicated on the assumption that predators learn to select vulnerable sex-age classes and thus form search images, a concept that is verified (MUELLER 1971, 1975; WILSON 1975). What lacks verification is not the principle but its particular, namely, that wolves, coyotes and extinct Pleistocene predators distinguished male from female pronghorns on the basis of horn size.

If BROMLEY's (1977) hypothesis is valid, it ought to apply to other ungulates with similar life histories. In species in which there is a sexual dimorphism in antlers or horns, we expect males to shed hornlike organs if they mingle with females following the rut and form bisexual herds. We also expect that young males, not exhausted by the rut, will retain antlers even in bisexual herds. The alternative to antler shedding by males is to segregate from the females and form separate herds, go into hiding or search out small pieces of habitat far from the female home ranges where predators rarely visit.

Among deer, bisexual wintering herds are known from the roe deer *(Capreolus)*, the white-tailed deer *(Odocoileus virginianus)*, the mule deer *(O. hemionus)* and the caribou *(Rangifer)*. In the roe deer, the rut is during July and August but antlers are not shed until October and November, when bisexual wintering and migratory herds may form (LETTOW-VORBECK and RIECK 1956; FLEROV 1952; KURT 1968). Once the antlers are cast, the males are not readily distinguished from the females. As the antlers grow again, the males may begin to drift away from the females, beginning in the case of old males as early as February (FLEROV 1952). In the white-tailed deer, the casting of antlers sets in right after the rut, in mid December, with the older males tending to cast first (BEHREND and McDOWELL 1967; SIEGLER 1968). They do form bisexual wintering groups after the rutting season in open landscapes such as the prairies of Alberta (KRAMER 1971). In a dense white-tailed deer population from Texas, BROWN (1974) found that males continued some association with females but also tended to form fraternal groups; a rather high percentage of males is seen as singles. This is confirmed by HIRTH (1977) for the same population, but for a woodland population he reported a disassociation of sexes following the rut. In Rocky Mountain mule deer, males go briefly into seclusion if exhausted by the rut or form small fraternal bands. They begin shedding antlers shortly thereafter and are seen frequently in female company. Most bucks are seen in bisexual groups in March and April when deer congregate on open areas with little snow (BOUCKHOUT 1972). Significantly, antler growth in mule deer does not begin until after this time, when contryside has lost much of its snow blanket; the deer disperse and the males begin moving to separate ranges. As long as males after the rutting season are likely to be with females, they show little antler development.

In caribou, males remain associated with females right after the rut but begin to drop out progressively to form smal fraternal groups away from female ranges (PARKER 1972; BERGERUD 1974a and b). However, the segregation is not clean. A large fraction of the young bulls remain with females, and apparently so do a few of the old males as well. As expected, the big bulls drop antlers right after the rut. This is a prequisite to HENSHAW's (1969) hypothesis that females retain antlers as a

means of warding off males at feeding craters during winter. Without the need for males to shed antlers following the rut, it would of course be adaptive for males to retain antlers and parasitize the labour of females which paw deep craters in the snow to reach covered forage.

The objection could be raised that, after antler shedding, caribou bulls can be distinguished from females by the absence of antlers. Although female barren-ground caribou do have antlers regularly, this is not the case for the primitive woodland caribou in which a high percentage of females may be without antlers (Banfield 1961; Heptner et al. 1961). The objection would, therefore, not be valid for the caribou form that probably gave rise to the barren-ground races. Woodland caribou show the same attributes of primitiveness found in other deer and bovid lineages (Geist 1971b). Moreover, young caribou males, as expected, shed their antlers later than the females. They must, therefore, be the most serious competitors for the females. We find that females carry antlers of a size that matches those of 1.5—2.5-year old bulls. This, of course, supports Henshaw's (1969) hypothesis of antler development and retention in female caribou, and it supports Geist's (1974b) hypothesis explaining sexual dimorphism or monomorphism in ungulates. It is noteworthy that in caribou virtually no noticeable antler growth occurs in males until about May (Kelsall 1968), when bulls are largely segregated from cows as these are moving to the calving grounds with the bulls trailing far behind (Pruitt 1960; Parker 1972).

An alternative to antler shedding ond joining female groups on common or greatly overlapping wintering areas is to retain antlers, form fraternal groups after the rut and avoid females. The red deer and elk *(Cervus elaphus)* is a good example of this (see Geist 1978b). The large males segregate into fraternal herds except for young stags not exhausted by the rut. These ought to be less susceptible to predation, and they do remain largely in female company. If old males ought to avoid females to avoid selective predation, then males ought to vacate traditional winter ranges once such ranges become utilized by females. Indeed, observations reported by Flook (1970) on colonizing elk confirm this. To the east of Banff National Park an area supporting large groups of bulls in winter was abandoned by males with increasing use of he area by cows.

It is postulated in a review of red deer and elk adaptive strategies by Geist (1978b) that antler retention permits fraternal groups of bulls to live at a minimum cost of maintenance, so that the duration for which red deer and elk retain antlers is determined by the length of winter they experience. The longer the winter, the longer males ought to retain antlers. Since elk are a later descendent of the red deer group and have evolved in Siberia with its long winters, elk ought to retain antlers longer than red deer. This is found. Once antlers are shed, a stable dominance hierarchy can be maintained only with much overt aggression, and even then it need not form. Males may disperse. Antler drop causes severe social disruption, as Lincoln (1972) found for red deer. Such is adaptive only when individuals can move without penalty; antler drop may thus serve to aid the breakup of the wintering herds of bulls and their subsequent dispersal to distant spring and summer ranges.

Bull moose *(Alces)* do not shed antlers immediately after the rut. The males form fraternal groups where moose densities permit it. However, antler drop coincides with the break-up of these fraternal groups and the dispersal of bulls just prior to the season of deep hard snow that tends to commence in January. Antlers are dropped beginning in mid- to late December (Heptner and Nasimovic 1967). Bulls interact agonistically with their front legs, weapons that can cause surface damage and therefore great pain. The high level of aggression in moose has been suggested to be a means of dispersing moose in winter (Geist 1967; Houston 1968, 1974; Berg and Phillips 1972), for this would preclude the animals rapidly exhausting their

food supply. In late winter with its deep hard snow blanket moose may become virtually trapped. They feed less selectively and far more intensely on individual bushes than previously (HEPTNER and NASIMOVIC 1967); they suffer malnutrition; they are severely limited in their movements and make more frequent contacts with wolves (PETERSON and ALLEN 1974) while the size of their ranges is greatly reduced, the deeper the snow the greater the reduction (KNORRE in COADAY 1974, p. 431). This condition has been postulated to be the cause of the moose antipredator strategies and tactics, which in late winter are based in facing predators and fighting them (GEIST 1967, 1974b). Therefore, the casting of antlers in early winter, long after the rut, and the concomitant dispersion of bulls is seen as an adaptation to overwintering under conditions of deep hard snow when movements between different feeding areas by groups would be precluded.

So far we have examined deer. However, the conditions under which the pronghorn male casts antlers appear to be equally applicable to the saiga antelope *(Saiga tatarica)*. During the rut, saiga males defend harems while bachelor males form herds of their own. However, after the rut, the harem-defending males do not drop their horns, but form fraternal bands away the other individuales, while the females and bachelor males unite to form bisexual groups (HEPTNER et al. 1961). That male saiga antelope suffer a great weight loss during the rutting season and are subject to greater mortality from predation is reported by BANNIKOV et al. (1961). For *Gazella subguterosa*, HEPTNER et al. (1961) report the same pattern as for *Saiga tatarica*. The males segregate from the females right after the rut in December, but join the large herds of females and juveniles about a month later, in January. It may be noteworthy to add that in mountain bovids, there is a postrut segregation of males from females, with the older males leaving first and younger males often staying behind. This is valid for sheep *(Ovis)* (GEIST 1971c) and mountain goat *(Oreamnos)* (GEIST 1965), as well chamois *(Rupicapra)* (KNAUS and SCHRÖDER 1975) and ibex *(Capra ibex)* (NIEVERGELT 1966). In these forms and old-world deer from cold climates, the males do not cast the symbols of maleness and segregate from females; in pronghorns and most new-world deer, the males join females but cast their symbols of maleness.

Antler and horn shedding, thus, appear to be old adaptations which have been altered in different species by different methods of avoiding predators. The casting and regrowth of antlers and horns in pronghorns is thus analogous to plumage changes in some birds, with predation apparently being the main driving force.

Zusammenfassung

Warum Hirsche Geweihe abwerfen

In dieser Arbeit werden Hypothesen dargelegt, die den Abwurf der Geweihe der Cerviden und des Gehörns des Gabelbocks *(Antilocapra)* erklären. Ältere Deutungen dieses Phänomens werden kritisch diskutiert. Die Vorstellungen, daß Geweihe der Mineralien- oder Hormonspeicherung dienen oder sich als Organe zur Abgabe überschüssiger Wärme entwickelten, sind nicht aufrechtzuerhalten. Wir stimmen mit der KITCHEN-MCCOULLOUGH-Hypothese überein, die den stammesgeschichtlichen Ursprung des Hornabwurfs bei Antilocapriden erklärt. Gleichzeitig trägt diese Hypothese zum Verständnis der eigenartigen Hornzapfen bei fossilen Merycodonten bei. Bei Cerviden müssen sich Besitz und Abwurf der Geweihe urspünglich analog dem „must"-Phänomen bei *Elephas* oder entsprechend der Entstehung des Farbwechsels bei männlichen Hirschziegenantilopen herausgebildet haben. Das heißt, Geweihe wurden nur während der Brunft behalten. Im Anschluß an die Brunft stellten sie einen Nachteil dar, denn sie kennzeichneten den erschöpften, für Raubtiere anfälligen Hirsch. In gemischten Herden würde eine Selektion gegen geweihtragende Männchen einsetzen, vor allem gegen völlig erschöpfte. Als Alternative können sich Hirsche nach der Brunft von Weibchen trennen. Diese Strategie haben offenbar höhere Altwelthirsche eingeschlagen: die Geweihe werden bei Auflösung der Hirschverbände im Frühjahr abgeworfen. Diese Vorstellungen tragen zum Verständnis der Biologie von Neu- und Altweltcerviden und Antilocapriden bei.

Literature

Banfield, A. W. F. (1961): A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*. Nat. Mus. of Canada Bull. **177**, 1—137.
Bannikov, A. G.; Zhirnov, L. V.; Lebedeva, L. S.; Fandeev, A. A. (1961): Biology of the Saiga. Russ. Transl. 1—252. Springfield: US Dept. of Commerce.
Barrette, C. (1977): Some aspects of the behaviour of muntjacs in Wilpattu National Park. Mammalia **41**, 1—34.
Behrend, D. F.; McDowell, R. D. (1967): Antler shedding among whitetailed deer in Connecticut. J. Wildl. Mangt. **31**, 588—590.
Beninde, Y. (1937): Zur Naturgeschichte des Rothirsches. Monog. Wildsäugetiere IV. Leipzig: Schöps.
Berg, W. E.; Phillips, R. L. (1972): Winter spacing of moose in Northwestern Minnesota. 8th North Amer. Moose Conf. and Workshop. 166—176.
Bergerud, A. T. (1974a): Rutting behaviour of Newfoundland caribou. The Behaviour of Ungulates and its relation to Management. Morges: IUCN, 395—435.
— (1974b): The role of the environment in the aggregation, movement and disturbance behaviour of caribou. The Behaviour of Ungulates and its relation to Management. Morges: IUCN. 552—584.
Bouckhout, L. W. (1972): The behaviour of mule deer *(Odocoileus hemionus hemionus* Rafinesque) in winter in relation to social and physical environment. MSc Thesis, Univ. Calgary.
Bromley, P. T. (1977): Aspects of the behavioural ecology and socio-biology of the pronghorn *(Antilocapra americana)*. PhD Thesis, Univ. Calgary.
Brown, B. A. (1974): Social organization in male groups of white-tailed deer. The Behaviour of Ungulates and its relation to Management. Morges: IUCN. 436—446.
Bruhin, H. (1953): Zur Biologie der Stirnaufsätze bei Huftieren. Physiol. Comp. et Oecol. **3**, 63—127.
Bubenik, A. B. (1966): Das Geweih. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
Cary, E. R. (1976): Territorial and reproductive behaviour of the black buck antelope *(Antilope cervicapra)*. PhD Thesis, Texas A and M Univ.
Coady, J. (1974): Influence of snow on behaviour of moose. Naturaliste Canadien **101**, 417—436.
Flerov, K. K. (1952): Musk Deer and Deer. Fauna of USSR 1 (2) Russ. Transl. Washington: US Dept. of Commerce.
Flook, D. R. (1970): A study of sex differential in the survival of wapiti. Can. Wildl. Serv. Report **11**, 1—71.
Geist, V. (1965): On the rutting behaviour of the mountain goat. J. Mammal. **45**, 551—568.
— (1967): A consequence of togetherness. Nat. Hist. **76**, 24—31.
— (1968): Hornlike structures as rank symbols, guards and weapons. Nature **220**, 813—814.
— (1971a): A behavioural approach to the management of wild ungulates The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation. 413—424. Oxford: Blackwell.
— (1971b): On the relation of social evolution and dispersal an ungulates during the Pleistocene with emphasis on the old world deer and the genus *Bison*. Quat. Res. **1**, 283—315.
— (1971c): Mountain Sheep. 1—383. Chicago: Univ. Chicago Press.
— (1974a): On the relationship of ecology and behaviour in the evolution of ungulates. The Behaviour of Ungulates and its relation to Management. Morges: IUCN, 235—246.
— (1974b): On the relationship of social evolution and ecology in ungulates. Amer. Zool. **14**, 205—220.
— (1977b): Adaptive strategies in the behaviour of elk. The Ecology and Management of the North American Elk. Washington: Wildl. Management Inst. (in press).
— (1978a): On weapons, combat and ecology. Aggression, Dominance and Individual Spacing. Advances in the Study of Communication and Effect **4**, 1—30.
Goss, R. J. (1963): The deciduous nature of deer antlers. Mechanisms of Hard Tissue Destruction. Washington: Amer. Assoc. Adv. Science, 339—369.
— (1970): Problems of antlerogenesis. Clin. Orthopaedics **69**, 227—238.
Hamilton, T. H.; Barth, R. H. (1962): The biological significance of season change in male plumage appearance in some new world migratory bird species. Amer. Natur. **96**, 129—144.
Heck, L. (1956): Der Rothirsch. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
Henshaw, J. (1969): Antlers — the bones of contention. Nature **224**, 1036—1037.
Heptner, W. G.; Nasimovič, A. A.; Bannikov A. G. (1961): Die Säugetiere der Sowjetunion 1: Paarhufer und Unpaarhufer. Jena: G. Fischer.

HEPTNER, W. G.; NASIMOWITSCH, A. A. (1967): Der Elch. Die Neue Brehm-Bücherei 386. 1—231 Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen.
HIRTH, D. H. (1977): Social behaviour of white-tailed deer in relation to habitat. Wildlife Monog. **53**, 1—55.
HOOGERWERF, A. (1970): Udjung Kulon, the land of the last Javan rhinoceros. 1—512. Leiden: Brill.
HOUSTON, D. B. (1968): The Shiras moose in Jackson Hole, Wyoming. Grand Teton Nat. Hist. Assoc. and Nat. Park Serv. US Tech. Bull. **1**, 1—110.
— (1974): Aspects of social organization of moose. The Behaviour of Ungulates and its relation to Management. Morges: IUCN, 690—696.
KELSALL, J. P. (1968): The Caribou. 1—340. Ottawa: Queen's Printer.
KITCHEN, D. W. (1974): Social behaviour and ecology of the pronghorn. Wildl. Monog. **38**, 1—96.
KNAUS, W.; SCHRÖDER, W. (1975): Das Gamswild. 2nd ed. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
KRÄMER, A. (1971): Notes on the winter ecology of mule and white-tailed deer in the Cypress Hills, Alberta. Can. Field Nat. **85**, 141—145.
KURT, F. (1968): Das Sozialverhalten des Rehes *Capreolus capreolus* L. Mammalia Depicta 4. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
LETTOW-VORBECK, G. VON; RIECK, W. (1956): Das Rehwild. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
LINCOLN, G. A. (1972): The role of antlers in the behaviour of red deer. J. Exp. Zool. **182**, 233—250.
MARLER, P. (1956): Studies of fighting in chaffinches 3: proximity as a cause for aggression. Brit. J. Anim. Behav. **4**, 23—30.
MOYNIHAN, M. (1968): Social mimicry: character convergence versus character displacement. Evolution **22**, 315—331.
MUELLER, H. C. (1971): Oddity and specific search image more important than conspicuousness in prey selection. Nature **233**, 345—346.
— (1975): Hawks select odd prey. Science **188**, 953—954.
NIEVERGELT, B. (1966): Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Mammalia Depticta 1. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
O'GARA, B. W.; MATSON, G. (1975): Growth and casting of horns by pronghorns and exfoliation of horns by bovids. J. Mammal. **56**, 829—846.
PARKER, G. (1972): Biology of the Kaminuriak population of barrenground caribou I. Can. Wildl. Serv. Report. **20**, 1—93.
PETERSON, R. O.; ALLEN, D. L. (1974): Snow conditions as a parameter in moose-wolf relations. Naturaliste Canadien **101**, 481—492.
PRUITT, W. O. (1960): Behaviour of the barren-ground caribou. Biol. Papers Univ. of Alaska **3**, 1—43.
SCHALLER, G. (1967): The Deer and the Tiger. Chicago: Univ. Chicago Press.
SIEGLER, H. R. (1968): The New Hampshire herd. The White-Tailed Deer in New Hampshire. New Hampshire Fish and Game Dept. Survey Rep. **10**, 29—68.
STONEHOUSE, B. (1968): Thermoregulatory function of growing antlers. Nature **218**, 870 to 872.
THENIUS, E.; HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin: Springer.
TREISMAN, M. (1975): Predation and the evolution of gregariousness I: Models for Concealment and Evasion. Anim. Behav. **23**, 779—800.
WAGNER, H. O. (1960): Beitrag zur Biologie des Mexikanischen Spieß-Hirsches *Mazama sartorii* (Saussure). Z. Tierpsychol. **17**, 358—363.
WILSON, E. O. (1975): Sociobiology. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press.

Authors' addresses: Prof. Dr. V. GEIST, Faculty of Environmental Design and Dr. P. T. BROMLEY, Department of Biology, University of Calgary, Calgary, Alberta, Canada T2N 1N4

Snare-marking chamois in New Zealand

By C. M. H. Clarke and R. J. Henderson

Protection Forestry Division, Forest Research Institute, Ilam, New Zealand

Receipt of Ms. 17. 1. 1978

Abstract

Tested self-attaching collars for snare-marking chamois to determine individual movements, movement patterns, range use and population turnover between 1973 and 1977 in a study region of the Southern Alps of New Zealand. Three hundred and eighty self-marking snares were set in rugged bluffs and forest, sited in 15 lines of 15—40 snares each, distributed over a 75 km² area. Snares comprised interlocking stainless steel snap-lock clip and sliding ring and hollow braid collar, rope collar and polythene anchor cord. Brightly coloured PVC tags tied to collars enabled identification of the animals marked. Steel rods, galvanised wire and plastic coated wire were used to support snares in exposed treeless sites. Two hundred and eighty-six collars were taken and about 220 chamois were marked. Results indicate that approximately even proportions of male, female, juvenile and adult animals were marked, although different proportions of each were tagged during summer and winter seasons. Movements of up to 42 map km by marked individuals have occurred.

Introduction

Free-ranging chamois *(Rupicapra rupicapra)* are difficult to capture because of their physical attributes, alertness, and preference for mountain habitat. During a study of population, movements, and range use of chamois various attempts were made to capture and mark the animals. Techniques used were trapping in pens, hunting with a „Paxarms“ tranquiliser gun (Murdoch 1971), netting from a helicopter, and setting self-attaching collars (Taylor 1969). However, the use of self-attaching collars was the only method that resulted in significant numbers of animals being marked. This paper describes the technique used to mark chamois and gives some preliminary results.

Study area and population

The study area is a rugged mountain region of about 250 km² and comprises the tributary catchments of the Avoca and Wilberforce Rivers in Canterbury Province, South Island, New Zealand (Fig. 1). The land rises steeply the rivers (600 m a.s.l.) to the ridges (1900—2200 m) which form part of the Southern Alps mountain chain. Extensive screes and erosion surfaces dominate the alpine zone and extend down through the forest *(Nothofagus* spp.) to the streams. Alpine grasslands and herbfields are scattered between bluffs and screes, extending upwards from the timberline at 1500 m to about 2000 m.

Climate in the region is predominantly warm and windy in summer, but cool with frost and snow in winter. Air temperatures recorded at the timberline range from –7°C to 29°C. Snow lies above the timberline between April and November and snowfalls may occur in any month of the year. Annual precipitation is about 2000 mm. Figure 2 shows Basin Creek, a central study catchment of the Avoca River, during late winter.

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0232$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 232—239

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Chamois were liberated in 1907 at Mt. Cook (43°34S 170°07E) and colonised the study area about 1925. Within the study area they occupy a wide range of habitats, but occur most frequently in bluffs and herbfields about the timberline and in the upper forested zone. The population density averages about one chamois per 25 hectares. Together with red deer *(Cervus elaphus)*, which also occur in the study area, ungulate biomass is approximately one animal per 15 hectares.

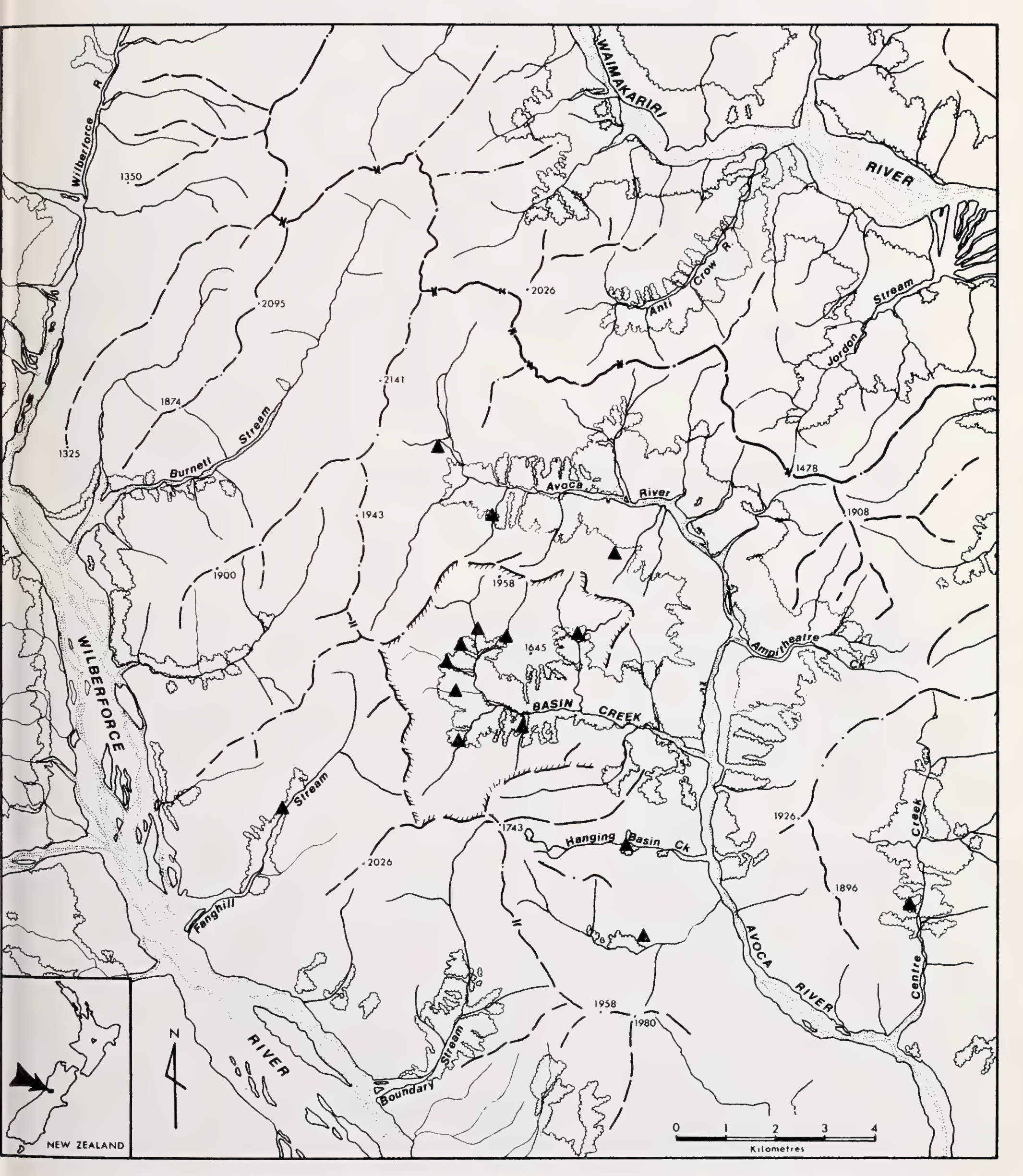


Fig. 1. The study area with location map inset. Basin Creek, a central study catchment and centre-point for chamois studies, is shown outlined. Snare lines described in the text are designated by solid triangles



Fig. 2. View over Basin Creek in late winter



Fig. 3. Self-attaching collar for chamois, showing polythene rope collar with tags attached, snap-lock clip and ring, and a section of the snare cord. — *Fig. 4.* A 1-year-old chamois marked with a self-attaching collar

Materials and methods

Self-attaching collars used to mark chamois (Fig. 3) were previously developed to tag red deer in the north of the South Island (TAYLOR 1969). Similar devices were first used by ROMANOV (1956) to mark a variety of Russian game, and later adapted by other workers to mark white-tailed deer *(Odocoileus virginianus)* (VERME 1962), red deer (AHLEN 1965), and cotton tail rabbits *(Sylvilagus floridanus)* (KEITH 1965).

Self-attaching collars are neck snares that fasten an interlocking collar around an animal's neck; the animal then frees itself by breaking the anchoring cord. Each snare comprises a stainless steel snap-lock clip and sliding ring, a 60-cm length of hollow braided-polythene rope (8 mm diameter), and a 3- to 5-m length of hollow braided-polythene cord (3 mm diameter and about 55 kg breaking strain when intact). Collars for chamois were adjusted to an optimum circumference of approximately 40 cm. Details of the materials and the methods of assembly are given by TAYLOR (1969).

To permit visual identification brightly coloured PVC-coated nylon tags, about 15 cm long and 4 cm wide, were attached to the collar braid. Collars were colour-coded with from one to four tags from a selection of 10 colours (red, yellow, green, black, pink, mauve, dark blue, light blue, silver, and white). However, only about half the colours were used in association with one another since similar shades were often indistinguishable at a distance. The clip, being the heavier part of the collar, normally lies below the neck, so the tags could be positioned on the collar accordingly. Tags were variously arranged on the collar to appear at the top, side, and bottom of the animal's neck. Different-coloured collar ropes were used to supplement the tags and distinguish between groups of snares at separate locations. In addition the collars were fitted with an addressed aluminium band and serial numbers were stamped on the clips.

Snares were set on trails and ledges, either aggregated in groups or dispersed along negotiable routes. Each separate group of snares was termed a line. Snares were set in forest,

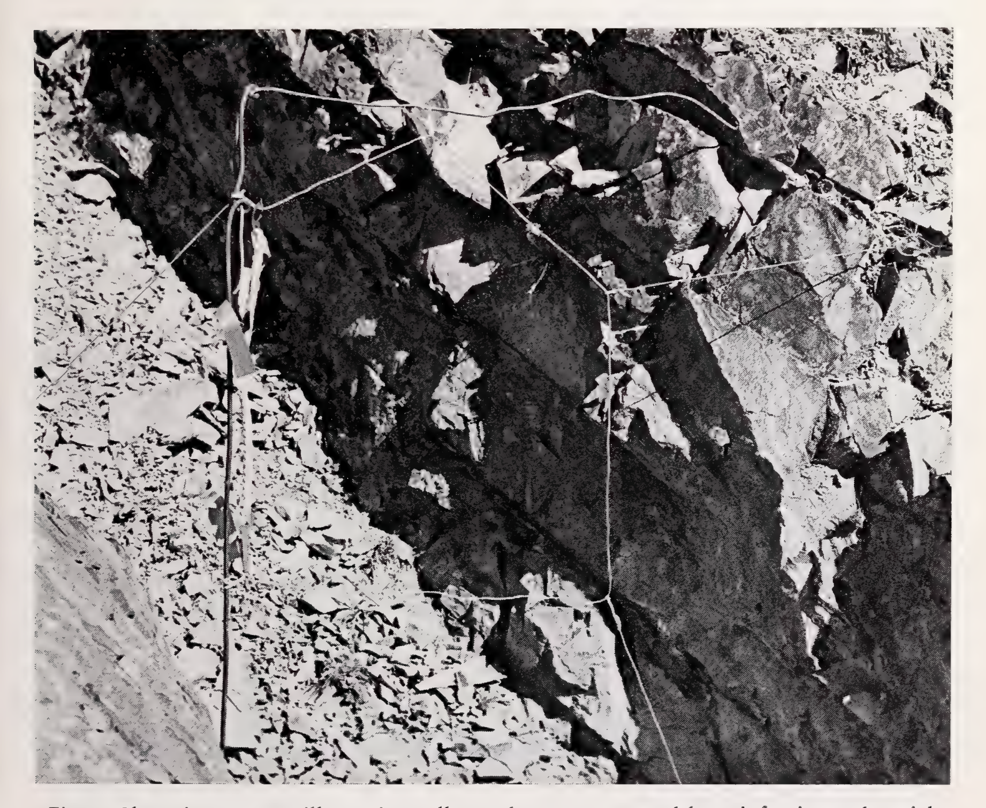


Fig. 5. Chamois snare set, illustrating collar and trace, supported by reinforcing rod upright, overhead wire and tie-tabs

timberline scrub, alpine grasslands, and grasslands bluffs, but most were set in partially forested bluffs near the timberline since these bluffs, provide shelter, refuge, and feeding sites for chamois. They are also usually inaccessible to the red deer of the region.

To facilitate the setting of snares in steep, exposed sites, various aids were required. Two-metre lengths of steel rod (about 1 cm diameter) were used as vertical supports to position the collar and the trace that formed the snare loop (Fig. 5). The rods were bent to produce two "eyes" spaced about 10 cm apart, at one end.

Galvanised steel wire (No. 8 gauge 4 mm diameter) in 1- to 2-m lengths provided overhead support for the snare trace. Soft plastic-coated wires (tie-tabs) were used to position and support the collar and trace. The steel rot supports were inserted into the ground, or wedged in rock crevices beside the animal trail. Usually, a single support was adequate, but for sets in open grassland or scrub, supports on both sides of the trail were necessary. The galvanised wire was inserted through the "eyes" of the vertical support and bent horizontally to extend across and above the animal trail (Fig. 5).

Snares were set with the collar hanging beside the support, so that the clip hung to the bottom. A loop was shaped from the snare trace, optimally 40—50 cm wide and 50—60 cm high, with the bottom about 45 cm above the ground. The top trace was peaked to prevent the horns of a chamois from sweeping it aside. 10- to 20-cm lengths of plastic-coated wire were bent into hooks to hold the structure. These were firmly attached to the supports and bordering vegetation. Alternatively, tying points were improvised from site material and lengths of cord. The hooks lightly cradled the trace so that the snare-loop released when initially forced by an animal. The anchor cord was tied above the set, or looped through the top of the support and tied back to the nearest attachment point. The snare was completed by weakening the anchor cord; individual strands of the braid were snipped at a point about 15 cm from the clip leaving three to five strands intact, which reduced the breaking strain to 10—15 kg.

Line distribution and identity

Between 1973 and 1976, 380 self-marking snares were set in 15 lines of 15—40 snares each (Fig. 1). They were checked monthly, except in winter when some lines were inaccessible because of deep snow. Eight of the 15 lines were concentrated within a central study catchment, Basin Creek (Fig. 2), where in 1973 a study of chamois was commenced to determine individual movements, range use, and population turnover. Seven lines were in adjacent catchments 3—10 km distant; collectively these lines encircled the central study site. Snares set in Basin Creek were distinguished by a master colour specific to a line, and one to three variously positioned supplementary colours that enabled individual animals to be identified. Replacement collars had supplementary colours added or repositioned on the collar rope. Snares set in lines outside Basin Creek had a single tag tied at the top. Different colours specific to a line were used, but snares were undifferentiated within a line. The differences in method of tagging were used to save colour combinations for individual identity markings in Basin Creek and to permit tagging in outer regions so as to investigate the movements between outlying catchments and Basin Creek.

Binocular telescopes equipped with interchangeable lenses ×15, ×20, ×30, ×40 were used to locate and identify marked animals. With the ×40 lens colour combinations were decipherable in clear conditions at 4 km. Data from Basin Creek were supplemented by observations of marked animals made during frequent extensive sight surveys of surrounding areas. Additional records were derived from animals shot by hunters at distant locations.

Results and discussion

Between March 1973 and March 1977 268 collars were taken, and about 220 chamois are assumed to have been marked.

In Basin Creek 116 of 128 collars taken have been seen on 86 individuals. Twenty-

one animals (about 25 percent) were multiple markings, having two or three collars each; one animal was collared four times. Chamois marked in Basin Creek, but not accounted for by sightings of identifiable individuals are assumed to have moved out of the area. Of 13 marked chamois so far recovered from distant locations, five had not been previously sighted in the study area. Of the collars taken, slightly more than half (56 percent) were from lines in outer areas. Numbers of individuals marked could not be estimated because of the undifferentiated marking system used within lines. However, sightings of many area-marked chamois indicated that a high proportion of collars taken actually marked different individuals. Fewer multiple markings from outer area lines were sighted compared to multiple markings from the Basin Creek lines. Lines in outlying areas were more widely scattered and snares less concentrated within the line than those in Basin Creek. Twelve chamois had mixed multiple markings from Basin Creek and outside lines.

In Basin Creek an average of about 50 chamois are sighted each month, and almost half are marked. That includes an estimated 50—70 percent of animals usually resident there, and an additional number (which fluctuates seasonally) that visit the study area infrequently. Some individuals, mainly males, have been recovered up to 42 map km from where marked. Data on daily, seasonal, and home range movements of chamois will be published in a later paper.

Marking was most successful in summer (December—March) especially during wet weather. On some lines, marking success of up to 29 percent of snares set per month was achieved, although lower rates of 6 percent per month were usual. During winter, catch rates declined to about 3 percent of snares set per month, although effective rates were probably higher since many snares were buried by snow. Higher numbers tagged during June—July 1975 resulted from unusually light snow conditions, thus allowing the animals access to the snaring sites. Marking success in spring was exceptionally poor in all years.

Proportion of different age/sex classes of chamois marked in Basin Creek in summer and autumn/winter seasons 1973—77

Only animals (multiple markings included) with specific marking dates determined to within 40 days have been shown

	Adult male	Adult female	Yearling	Kid
Summer (November—March)	6	15	18	14
Autumn/Winter (April—July)	19	7	5	6

Approximately even proportions of the different age classes and of male and female animals appear to have been marked (see Table). During the summer seasons there was a predominance of adult females, yearlings, and kids marked, but in autumn/winter adult males were more frequently tagged. During the rutting season, from April to June, adult males accounted for half of the animals marked. Kids were not usually tagged until aged 2—3 months, as prior to this age their heads easily slipped through a clipped collar.

Although tags were generally durable, around 15 percent have faded or fallen off after 2—3 years. In some multiple-marked animals, the collars entangled resulted in clips riding up the side of the neck, thus confusing the colour configuration. Collars are durable and should last an animal's lifetime.

Chamois do not appear to be disturbed by collars. Occasionally, kids chewed tags that hung across the lower shoulders, but adults displayed no overt behavioural responses even when observed immediately after tagging.

A number of collars were found discarded 1—5 metres from the snare site. From half to twice as many collars were discarded each month as were subsequently confirmed as on animals, and the incidence of collar discarding has generally increased during the study period; previous encounters by chamois with the snares would explain this. The most obvious reasons for snare failure were animals being caught by the body, legs, or horns; together these causes accounted for about 75 percent of all failures. In sites usually occupied by adult males, groups of consecutive snares were frequently broken down and collars found discarded nearby. Observations of animals leaping at snares on narrow bluff trails suggested that some individuals were alerted and alarmed by snares, in particular those that obstructed access.

Causes for failure of a collar were usually indicated by careful examination of the set and discarded collar. On 1—2 percent of occasions the sliding ring jammed on the clip, damaging the clip, and allowing the anchor cord to break prematurely. Catches by the legs and horns typically resulted in the collar closing, and then being shed a few metres away. When the animal was snared by the body ,the collar remained unclipped and there were indications of a struggle having occurred (viz. hair entwined in the cord and damage to set). In addition the cord broke where it tightened around the animal's body, or on an object, and not at the weakened point. Collars were recorded as taken only when the cord broke at the weakened point and thorough checks in the vicinity of the set failed to locate the collar. Rarely were collars found discarded far from the snare site.

Winds and snow also diminished the rate of tagging success. During gales, snare traces and collars were detached from the supports or fouled by wind-blown debris at exposed sites. In winter, many sets were inundated by snow, or swept away in avalanches. In addition, mountain parrots [kea *(Nestor notabilis)*] frequently damaged or destroyed collars and tags, and red deer and opossums *(Trichosurus vulpecula)* also occasionally disturbed the sets.

Eleven chamois have been strangled by snares. Significantly, this occurred in late spring and early summer when chamois were in poor condition after the winter and were not able to break the anchor cord; all were juveniles.

In winter there are generally fewer opportunities to mark chamois within the study area than during the summer and autumn seasons. However, some animals are usually tagged, for food supplies are then restricted and chamois concentrate in the bluffs where snares are situated.

During summer, increased movement by chamois, compared with that of winter months results in more frequent contact with snares. Also, the transient passage of many animals through the study area further enhances the rate of marking success. In Basin Creek the numbers of transient "visitor" animals recently tagged, now increasingly exceeds the number of resident-class animals being marked. This reflects the high proportion of resident animals already marked. It also reinforces the belief that animals which presumably have not encountered snares are more vulnerable to being marked than those that frequently encounter snares.

These preliminary results demonstrate the effectiveness of self-attaching collars for marking chamois, especially as used to exploit the animal's preference for steep mountain terrain. Snares set in lairs, ledges, and bluff sites have contributed appreciably to marking success.

Acknowledgements

The authors wish to thank colleagues who assisted with the setting and checking of snares during the marking programme. We are also grateful to Mr. A. H. C. CHRISTIE and Dr. E. B. SPURR for comments on the script.

Zusammenfassung

Halsbandmarkierungen von Gemsen in Neuseeland

In der Zeit zwischen 1973 und 1977 konnten in den Südalpen von Neuseeland 220 Gemsen in Schlingenfallen mit Halsbändern, die sich selbsttätig anheften, versehen werden. Diese Markierungsmethode soll Einblicke in die Bestandgröße und -zusammensetzung sowie in Reviernutzung und Wechselgewohnheiten ermöglichen. Die Halsbandfallen wurden in steilem, alpinem Gelände gesetzt. Der Markierungserfolg lag monatlich zwischen 3% und 6% bezogen auf die Gesamtzahl der gestellten Fallen. Diese wurden, soweit in der Zwischenzeit ausgelöst, in monatlichem Abstand neu gestellt. Ausgewachsene Böcke wurden hauptsächlich in den Wintermonaten gezeichnet, Weibchen und Jungtiere häufiger während der Sommermonate. Der Markierungserfolg entsprach in den verschiedenen Altersgruppen und Geschlechtern deren Anteil an der Population. Er zeigte sich vom Wetter, von der Wachsamkeit der Gemsen gegenüber den Fallen und von der jahreszeitlich bedingten unterschiedlichen Besuchshäufigkeit an den Fallen beeinflußt. Gekennzeichnete Einzeltiere streiften über eine Weite bis zu 42 km Luftlinie.

Literature

AHLEN, I. (1965): Studies on the red deer, *Cervus elaphus* L., in Scandinavia. III. Ecological investigations. Viltrevy **3**, 177—351.

KEITH, L. K. (1965): A live snare and a tagging snare for rabbits. J. Wildl. Mgmt. **29**, 877—880.

MURDOCH, C. A. (1971): A history of the syringe weapon. Review **21**, 22—30.

ROMANOV, A. N. (1956): Automatic tagging of wild animals and the prospects for its use. Zhur **35**, 1902—1905. (Transl. Canadian Wildl. Serv., Ottawa).

TAYLOR, R. H. (1969): Self-attaching collar for marking red deer in New Zealand. Deer **1**, 404—407.

VERME, L. J. (1962): An automatic tagging device for deer. J. Wildl. Mgmt. **26**, 387—392.

Authors' address: C. M. H. CLARKE and R. J. HENDERSON, Protection Forestry Division, Forest Research Institute, P. O. Box 31—011, Christchurch, New Zealand

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Giraffe south of the Niger-Benue river system

By D. C. D. HAPPOLD

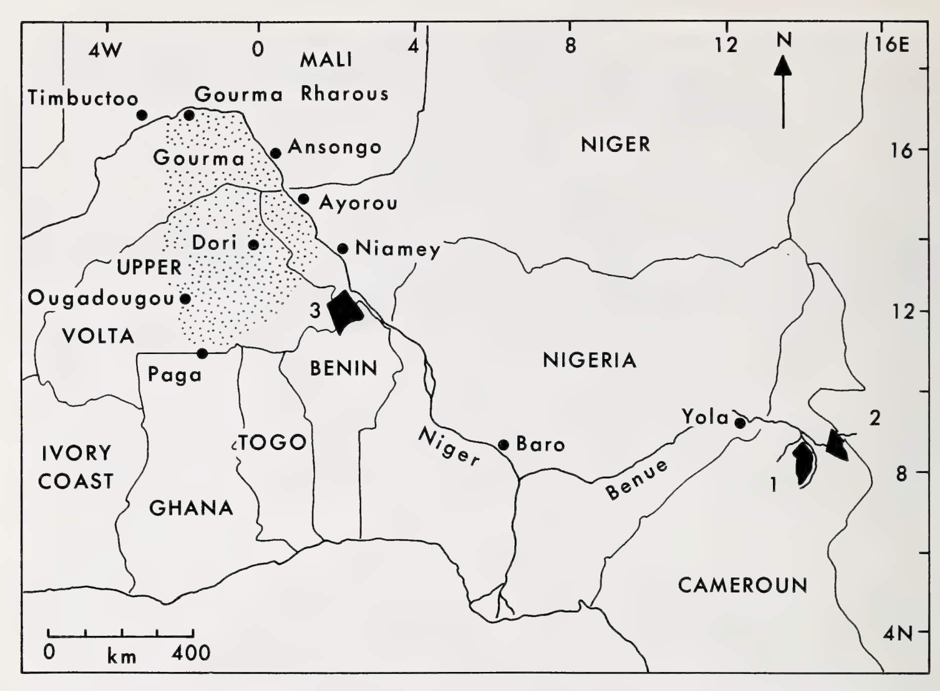
Department of Zoology, University of Ibadan, Nigeria

Receipt of Ms. 2. 12. 1977

In earlier papers (HAPPOLD 1969, 1973a, b), I showed that giraffes (*Giraffa camelopardalis peralta* Thomas, 1898) are rare or uncommon in many localities north of the Niger-Benue river system from about 8° – 18° N, and that they have not become established in what appears to be suitable savanna within the same latitudes south

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0239$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 239—242

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Map of West Africa to show localities cited in the text. The dispersion area of giraffes south of the Niger river is indicated by stippling. 1 = Parc National de la Bénoué; 2 = Parc National due Boubandjidah; 3 = Parc National du W.

of the rivers. This paper describes two interesting exceptions to this generalised distribution pattern. The first exception concerns giraffes living in the watershed region of the Benue river, and the second is related to the ability of giraffes to cross the Niger river in the Sahel region during times of drought and low rainfall.

The Benue and several of its tributaries originate in the Adamaoua highlands of Cameroun and flow northwards before turning westwards into Nigeria. There are about 100 giraffes in the Parc National de la Bénoué, which is situated south of this westward curve of the Benue river and whose eastern boundary is along the Benue river (J. Dubreuil quoting P. Flizot, in litt., Happold 1973b). Also within the watershed of the Benue and its tributaries is the Parc National du Boubandjidah, about 75 km east of the Parc National de la Bénoué, where there are about 250 to 300 giraffes (J. Dubreuil, op. cit.). Although these giraffes are already south of the Benue, there is a belt of hilly and mountainous country along the Cameroun-Nigerian border, almost as far as Yola on the Benue river, which probably prevents the dispersion of giraffes into Eastern Nigeria from the Benue watershed. There are no records of giraffes from Eastern Nigeria.

The distribution of giraffes along the north bank of the Niger river is irregular. The largest populations, probably about 5500 individuals (S. Moussa in Poché 1976), are within 20—30 km of the river between Ansongo (Mali), Ayorou and Niamey (Niger). However, there is some evidence that giraffes are becoming less common in this region (Jones 1973) even though they are unmolested by local people and are often seen near villages (C. Geerling, pers. comm.). There are few, if any, giraffes between Niamey and the Nigerian border, and in Nigeria itself. To the west of the Ansongo-Niamey populations there are records of small populations where the Niger

reaches its highest latitude (17° N) near Timbuctoo, but there are virtually no records of giraffes between the flood swamps south-west of Timbuctoo and the headwaters of the Niger in the Guinea Highlands.

Earlier (HAPPOLD 1969), I postulated that the Niger river prevented the dispersion of giraffes into the savannas south of river, but subsequently there have been four southern records (Table) which suggest that the river can be crossed when conditions are suitable although no one, as far as I know, has ever seen this happening. Having crossed the river, giraffes disperse into an area which appears to be clearly defined (Fig.): they have not been recorded from the surrounding areas which include the Parc National du W in southwest Niger (HAPPOLD and PHILP 1971; POCHÉ 1976). Benin (formerly Dahomey) (RAYNAUD and GEORGY 1969), western Nigeria (HAPPOLD 1973b; CHILD 1975), Ghana (CANSDALE 1948) or Ivory Coast (ROURE 1962). It is said that giraffes were relatively common in the savanna between northern Ghana and Ougadougou earlier this century, but there are no definite records of this.

If all the giraffes seen south of the Niger originated north of the river, it seems probably that the crossings were made somewhere east of Timbuctoo and west of Niamey where the northern populations are comparatively large. Furthermore, there should be a correlation between the occurrence of giraffes south of the river and factors such as low water levels in the river, the existence of useful sandbanks, and food shortages in the north. Unfortunately, ecological records in this region are almost non-existent, and the hydrology of the Niger is so complicated that it is not possible to make exact extrapolations from the data which is available. Nevertheless a general indication of the conditions prevailing over the last 60 years can be gleaned from the following data:

1. Rainfall in the Sahel region was particularly low in 1912—14, 1926, 1946—48, and 1972—73 (TANAKA et al. 1975).
2. At Baro in Nigeria, the lowest low water levels (depth less than 30 cm [12 in]) were recorded in 1915, 1917, 1920—22, 1938, 1945, und 1971—73, although the levels in the last period were masked by the Kainji Dam which was completed in 1968 (Nigerian Federal of Transport, Inland Waterways Division).

Observations of giraffes south of the Niger river

Year	Locality	Approximate distance to Niger river (km)	Notes and references
1948—49	North of Ghana-Upper Volta border near Paga, 10 km north of Navrongo (10.51 N, 01.03 W), Ghana	400	'small herd' (MORGAN 1969)
1969—71	Markoye, 70 km N. of Dori (14.03 N, 00.02 W), Upper Volta	80	'occasional' (P. D. MICKELSEN, in litt.)
1973	Gorom-Gorum, 50 km N. of Dori (14.03 N, 00.02 W), Upper Volta	120	About 5 individuals (P. D. MICKELSEN, in litt.)
1973—74	Gourma region of Mali, extending south to the Upper Volta border	0-240	Largest herd near Gourma Rharous (16.58 N, 01.50 W) contained about 20 individuals (J. A. SAYER, in litt.)

From these data it seems likely that the water level in the Niger was low enough upstream from Niamey for giraffes to cross during several months of the year in about 1914–15, 1920–22, (possibly 1938), 1945–47, and 1971–73. The first observations of giraffes in 1971–73 were in April to July, the months when the river level in this part of the Niger river is at its lowest. There is no evidence, as yet, that giraffes crossed the river during the first three time periods, but there is definite evidence (Table) for the last two periods.

Although giraffes have been seen occasionally south of the Niger river, there is no evidence that permanent populations occur in this area, and presumably the giraffes either die or return to the northern side. The southern habitats may be unsuitable for two reasons. First, human harrassment and habitat modification may prevent the establishment of viable "southern herds". Secondly, there may be an absence or inadequacy of particular food plants or some other environmental requirement. These speculations emphasise the necessity of a thorough ecological study if, at some time in the future, conservation authorities wish to translocate giraffes into the savannas south of the Niger-Benue river system.

Acknowledgements

I am grateful to numerous correspondents who sent me information on the distribution of giraffes in West Africa, to the Nigerian Federal Ministry of Transport (Inland Waterways Division) for data on the water levels in the Niger river, and to the University of Ibadan who supported my research on West African mammals.

References

Cansdale, G. (1948): Provisional checklist of Gold Coast mammals. Accra: Government Printer.

Child, G. (1974): An ecological survey of the Borgu Game Reserve. FAO, Rome, FI:SF/NIR 24. Technic. rep. 4.

Happold, D. C. D. (1969): The present distribution and status of the giraffe in West Africa. Mammalia **33**, 516—521.

— (1973a): The distribution of large mammals in West Africa. Mammalia **37**, 88—93.

— (1937b): Large mammals of West Africa. London: Longmans.

Happold ,D. C. D.; Philp, B. (1971): The National Parks of Northern Dahomey. I. Niger, Fld. **34**, 182—187. II, Ibid. **35**, 39—44.

Jones, D. M. (1973): Destruction in Niger. Oryx **12**, 227—233.

Morgan, D. (1969): Giraffes in West Africa. Oryx **10**, 30.

Poché, R. M. (1976): Seasonal distribution and reproduction in Artiodactyla from Southwestern Niger. Niger. Fld **51**, 31—40.

Reynaud, J.; Georgy, G. (1969): Nature et chasse au Dahomey. Dahomey: Cotonou.

Roure, G. (1962): Animaux Sauvages de Côte d'Ivoire. Abidjan.

Author's address: Dr. D. C. D. Happold, Department of Zoology, The Australian National University, Canberra, ACT. 2600. Australia

Zur Frage der Festheftung von *Pipistrellus nanus* in den Blattüten von Bananenpflanzen

Von H. Schliemann und Evelyn Schlosser

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 11. 5. 1978

Pipistrellus nanus (Peters, 1852), die Bananenfledermaus, ist die häufigste und mit ihrem Vorkommen im tropischen und südlichen Afrika die am weitesten verbreitete afrikanische Vertreterin ihrer Gattung. Nach der Fülle der sie erwähnenden Literatur sollte man annehmen können, daß sie auch eine der am besten bekannten Microchiropteren dieses Kontinents wäre. Dieses trifft jedoch nur eingeschränkt zu.

Pipistrellus nanus benutzt, wenn auch nicht ausschließlich, so doch vorwiegend das Innere junger, noch nicht vollständig entrollter Bananenpflanzenblätter als Ruheplatz. Die Tiere sind aus diesem Grund sehr leicht zu fangen, und daher ist *Pipistrellus nanus* in wissenschaftlichen Sammlungen gewöhnlich zahlreich vertreten. Eine ausführliche Darstellung der Biologie dieser Tiere, insbesondere im Hinblick auf ihre Ruheplätze in den Blattüten von Bananenpflanzen wurde von Baagøe (im Druck) vorgelegt. Es ist erstaunlich und steht im Widerspruch zu der Bekanntheit von *Pipistrellus nanus* sowie zu der vielerorts gegebenen Verfügbarkeit des Materials, daß keine Klarheit darüber besteht, wo sich die Fledermäuse in den senkrecht orientierten Blatttüten aufhalten. Es ist ebenfalls nicht geklärt, ob und wie sich die Tiere gegebenenfalls an der Oberfläche des Blattes halten. Dobson (1876) äußerte die Ansicht, daß die auffälligen Ballen ventral am Daumen und an der Fußsohle von *Pipistrellus nanus* Haftorgane seien. Diese Meinung hat sich bis in die jüngste Zeit erhalten, so z. B. bei Rosevear (1965, p. 265): "The soles of the feet and callouses at the base of the thumbs are swollen and wrinkled, forming the so-called 'adhesive pads' which enable these little bats to clamber on and cling with ease to smooth shiny leave surfaces . . .". Diesen Ballen wird nicht nur die Funktion von Haftorganen, sondern auch eine biologische Bedeutung im Zusammenhang mit den Ruheplätzen von *Pipistrellus nanus* zugeschrieben (s. a. Kingdon 1974). Brosset (1966) vertritt dagegen die Meinung, den Ballen der Bananenfledermaus käme nicht die Wirkung von Haftorganen zu. Diese Ansicht beruht offenbar auf Beobachtungen an lebenden Tieren.

Nachdem Morphologie und Funktion der Haftorgane von *Thyroptera* sowie die Biologie dieser neotropischen Fledermaus, die ebenfalls nicht entrollte Blätter von Bananen und anderen Musaceen als Ruheplätze benutzt, abschließend untersucht werden konnte (Schliemann 1970; Wimsatt und Villa-R. 1970; Findley und Wilson 1974), lag es nahe, die Ballenbildungen von *Pipistrellus nanus* ebenfalls einem morphologischen Studium zu unterziehen. Dieses ist anhand mikroskopisch-anatomischer und histologischer Präparate erfolgt (Material: 9 Schnittserien — Schnittrichtung transversal, longitudinal und horizontal — von adulten und neonaten Tieren aus Liberia; Paraffin- und Celloidineinbettung, Schnittdicke 8 und 25 μ; Färbung Azan, Pasini, Goldner, Resorcinfuchsin). Die Untersuchung erbrachte das folgende Ergebnis:

Die Epidermis des Daumen- und Sohlenpolsters ist gegenüber der Umgebung der Polster deutlich verdickt (im Daumenpolster bis zu 8 Zellschichten inkl. des Stratum granulosum), sie weist allerdings kein sonderlich kräftiges Stratum corneum auf; in

U.S.Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4304-0243$02.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 243—244

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

der basalen Zellschicht sind zahlreiche Melaningranula sichtbar. Die ansonsten glatte Grenzfläche zum Corium ist in den Polstern durch nicht sehr prominente Vorwölbungen in Richtung auf das Corium schwach strukturiert. Dorsal vom Epithel, direkt an dieses angrenzend und, ohne daß es zur Ausbildung eines Stratum papillare kommt, findet sich eine kräftige, mattenartige Lage kollagener Bindegewebsfasern. Diese Bindegewebsmatte grenzt ihrerseits an den Fettgewebekomplex der Polster. Im Falle des Daumenpolsters ist dieses Fettgewebe etwa fünfmal so dick wie die Epidermis, im Sohlenpolster dagegen etwas weniger kräftig ausgebildet. Eine Untergliederung durch Bindegewebe gibt es nicht. Nur vereinzelt ziehen Kollagenfaserbündel, denen vielfach elastische Fasern beigesellt sind, von weiter dorsal gelegenen Strukturen in Richtung auf das Epithel. In der unmittelbaren Umgebung der Polster sind Talgdrüsen nicht selten.

Nach diesen Befunden kann davon ausgegangen werden, daß die Daumen- und Sohlenpolster von *Pipistrellus nanus* keine Haftorgane darstellen. Keine der sonst bei Haftorganen von anderen Microchiropteren *(Thyroptera, Myzopoda, Tylonycteris;* s. SCHLIEMANN 1970; WIMSATT und VILLA-R. 1970; SCHLIEMANN 1978) für diese Funktion als wichtig erkannten Eigenheiten und Strukturen (Anschluß der Organe an Extremitätenmuskeln, Ausbildung von Faserbündeln zur Aufnahme von Zugkräften, mechanische Einrichtungen zur Verfestigung der Polster, Drüsen in den Polstern) wurden bei *Pipistrellus nanus* gefunden.

Hierdurch werden die Beobachtungen und die Meinung von BROSSET (1966) aus morphologischer Sicht gestützt, nach denen *Pipistrellus nanus* die Krallen benutzt, um sich an demjenigen Blattrand, der sich im Inneren der Blattüte befindet, festzuhalten. Hierzu sind bei aufrechter Haltung der Tiere sicher auch die kräftigen Daumen in der Lage. Im übrigen sollen diese Fledermäuse, wie derselbe Autor ebenfalls ausführt, auch zwischen diesen Rand und das Blatt eindringen und sich in dem so entstandenen Spaltraum bewegen können. Die Polster würden hierbei und auch bei der Aufhängung am Blattrand der Blattoberfläche anliegen. Man muß annehmen, daß sie wie die Sohlenballen anderer Säuger aufgrund ihrer elastischen Verformbarkeit der Übertragung des Körpergewichts auf die Unterlage dienen. Es ist auch daran zu denken, daß sie bei der von BROSSET beschriebenen Fortbewegungsweise zwischen Blattrand und Blatt diese dadurch erleichtern, daß sie die Kontaktfläche mit der Unterlage vergrößern.

Literatur

BAAGØE, H. J. (im Druck): Observations on the Biology of the Banana Bat, *Pipistrellus nanus*. Proc. 4th Int. Bat Res. Conf. Nairobi 1975.

BROSSET, A. (1966): Les Chiroptères du Haut-Ivindo, Gabon. Biologica Gabonica **2**, 47—86.

DOBSON, G. E. (1876): On peculiar Structures in the Feet of certain Species of Mammals which enable them to walk on smooth perpendicular Surfaces. Proc. Zool. Soc. Lond., 526—535.

FINDLEY, J. S.; WILSON, D. E. (1974): Observations on the neotropical disk-winged bat, *Thyroptera tricolor* Spix. J. Mammal. **55**, 562—571.

KINGDON, J. (1974): East African Mammals. New York, London: Acad. Press. Vol. IIA, 271—275.

PETERS, W. C. H. (1852): Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique auf Befehl Seiner Majestät des Königs Friedrich Wilhelm IV. in den Jahren 1842 bis 1848 ausgeführt. I.(Bd.) Säugethiere. Berlin: G. Reimer.

ROSEVEAR, D. R. (1965): The Bats of West Africa. London: Brit. Mus. (Natural. Hist.), 264—269.

SCHLIEMANN, H. (1970): Bau und Funktion der Haftorgane von *Thyroptera* und *Myzopoda* (Vespertilionidea, Microchiroptera, Mammalia). Z. w. Zool. **181**, 353—400.

— ; HOEBER, MARGRIT (1978): Über die Bambusfledermaus. Natur u. Museum **108**, 44—48.

WIMSATT, W. A.; B. VILLA-R. (1970): Locomotor adaptions in the disk-winged bat *Thyroptera tricolor*. Amer. J. Anat. **129**, 89—119.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. HARALD SCHLIEMANN, EVELYN SCHLOSSER, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

BUCHBESPRECHUNGEN

AUSTIN, C. R.; SHORT, R. V. (eds.): **Manipulation der Fortpflanzung.** Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere Bd. 5. Pareys Studientexte 10. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1977. 125 S., 45 Abb., 7 Tab., DM 25,–.

Der nunmehr vorliegende Band (5) aus der Reihe „Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere" behandelt die Möglichkeiten, das Fortpflanzungsgeschehen bei Säugetier und Mensch zu beeinflussen und berücksichtigt die physiologischen Grundlagen wie die Fragen der Praxis. Zwei Drittel des Buches sind dabei ausschließlich den Verhältnissen beim Menschen gewidmet. Berücksichtigung finden alle Fragen der Möglichkeit zur Begrenzung und zur Steigerung der Fortpflanzungstätigkeit. Das Bevölkerungsproblem wird knapp aber prägnant dargestellt. Ethische, soziale und rechtliche Fragen sind nicht ausgeklammert. Es ist zu begrüßen, daß diese Thematik in rationaler Weise von hervorragenden Forschern auf dem Gebiete der Reproduktionsphysiologie in einer knappen Darstellung behandelt wird. Das Buch kann zur Einführung ebenso wie als Nachschlagewerk von großem Nutzen sein.

D. STARCK, Frankfurt/M.

RATHS, P.; KULZER, E.: **Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds.** Bonner Zoologische Monographien 9. Bonn: Zool. Forschungsinstitut und Museum Alexander König 1976. 93 S., 37 Abb., DM 18,–.

Die Autoren haben in vorliegendem Übersichtsbericht aufgrund eigener Untersuchungen und gründlicher Berücksichtigung des Schrifttums (30 S. Literaturverzeichnis) zusammengetragen, was heute über Lethargie-Zustände, insbesondere über den Winter- und Trockenschlaf bei Säugern und Vögeln und die mit diesem in Zusammenhang stehenden physiologischen Mechanismen ausgesagt werden kann. Die Befunde an Säugetieren stehen weitaus im Vordergrund. Behandelt werden kapitelweise Wasser- und Ionenhaushalt, Herz-Kreislauf, Ernährung und Verdauung, Atmungs-Blutgase, Energiestoffwechsel, Anabolismus, Hormone, Temperaturregelung (braunes Fettgewebe), Sinnesleistungen, biologische Rhythmen. Lethargiezustände kommen bei Vertretern aus 6 Säugetierordnungen (darunter Monotremata und einige Marsupialia) und bei zahlreichen Vögeln (Trochilidae, Caprimulgidae, Apodes, Coliidae, Cathartidae) vor. Die Arbeit ist eine wertvolle und nützliche Hilfe für jeden, der sich über den heutigen Stand der Forschung informieren will. Der Fortschritt seit Publikation der ersten größeren Sammelübersichten (LYMAN und CHATFIELD 1955; EISENTRAUT 1956; HERTER 1956) ist beeindruckend. Dennoch ist es bisher nicht gelungen, eine einheitliche Theorie der Lethargiezustände zu entwickeln, da zahlreiche biochemische Spezialprobleme und Fragen der zentralnervösen Steuerung noch nicht geklärt sind. Die Fähigkeit, in Lethargie zu verfallen, dürfte adaptiv und in verschiedenen Gruppen unabhängig und parallel entstanden sein.

D. STARCK, Frankfurt/M.

HEDIGER, H.: **Zoologische Gärten, Gestern — Heute — Morgen.** Bern — Stuttgart: Hallwag Verlagsges. 1978. 109 S., 85 Abb., DM 24,50.

Die Säugetierkunde verdankt Zoologischen Gärten viele wichtige Einsichten. Zoos stehen heute oft im Brennpunkt kritischer Auseinandersetzungen, weil der grundsätzliche Wandel vom alten Tierzwinger zum modernen Tierpark nicht hinreichend berücksichtigt wird. So ist HEDIGER zu danken, daß er einen flüssigen Bericht über die Entwicklung der Zoologischen Gärten, ihre Aufgaben und Probleme gibt; insbesondere werden Fragen der Fütterung und des Verhaltens im Zoo dargestellt. Eine treffliche Bebilderung sorgt für Anschaulichkeit.

W. HERRE, Kiel

STONEHOUSE, B.; GILMORE, D. (Eds.): **The Biology of Marsupials.** London — Basingstoke: Macmillan Press 1977. 468 pp., £ 19.50.

Nach Erscheinen des Standardwerkes über australische Säugetiere von GOULD (1863) und dem Handbuch der Marsupialia (1896) von LYDEKKER folgten die drei Klassiker der Beuteltierkunde LE SOUEF und BURELL (1907), W. JONES (1923) und TROUGHTON (1941). Beschreibung der Arten, ihre Verbreitung sowie Daten zur Ernährung, Haltung und Fortpflanzung standen im Vordergrund. Diese Tradition wurde im wesentlichen von RIDE (1970) fortgesetzt. Die Fülle stoffwechselphysiologischer und entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten faßte TYNDALE-BISCOE (1973) zusammen.

Dennoch fehlte bisher eine Gesamtwerk, das Bekanntes mit aktueller Forschung verband. Die Autoren STONEHOUSE und GILMORE haben in ihrem Sammelwerk 24 Beiträge namhafter Wissenschaftler in fünf Fachgebiete oder Sektionen gegliedert. Sie bieten einen guten Überblick über den gegenwärtigen Stand der Chromosomenforschung, Phylogenie, Populationsdynamik und Ethologie sowie Pathologie, Anatomie und auch über histologische, endokrinologische und stoffwechselphysiologische Arbeiten an Beuteltieren. Bedauerlich ist die mangelnde Berücksichtigung deutschsprachiger Literatur. Insgesamt ist das Buch ein empfehlenswertes Werk für den Säugetierkundler. H. F. MOELLER, Heidelberg

SCHWERDTFEGER, F.: **Ökologie der Tiere.** Band I: Autökologie. 2. Aufl. Hamburg–Berlin: Paul Parey 1977. 460 S., 268 Abb., 55 Übersichten. DM 120,–.

Der erste Band von SCHWERDTFEGER's umfangreichem Werk über die Ökologie der Tiere liegt 13 Jahre nach Erscheinen der ersten Auflage jetzt in weitgehend neubearbeiteter zweiter Auflage vor. Zweifellos bestand dringender Bedarf nach einem umfassenden Lehrbuch dieser Disziplin im deutschen Sprachbereich, zumal die Bedeutung der Ökologie in der gesamten angewandten Biologie mehr und mehr ins Bewußtsein dringt. Dabei sollte nicht übersehen werden, daß die im Band „Autökologie“ behandelten Probleme der Beziehung zwischen Tier und Umwelt auch für den Theoretiker, besonders den Evolutionsbiologen, von eminenter Bedeutung sind.

Die Grundkonzeption und Stoffanordnung der ersten Auflage ist beibehalten worden, so daß hier auf eine detaillierte Inhaltsangabe verzichtet werden kann. Die gewaltige Fülle des im letzten Jahrzehnt neu Erarbeiteten ist mit größter Sorgfalt berücksichtigt und eingearbeitet worden. Dennoch wurde der Umfang nicht überschritten. Der Verfasser hat dies durch eine weitgehende Neufassung des Buches und durch erhebliche Straffungen, die dem Werk nur zugute kamen, erreicht. Das Buch dürfte als Handbuch und Nachschlagewerk für jeden Zoologen unentbehrlich sein. D. STARCK, Frankfurt/M.

DITTRICH, L.: **Lebensraum Zoo — Tierparadies oder Gefängnis?** Freiburg-Basel-Wien: Herder 1977. 192 S., 40 Abb., DM 25,–.

Entgegen vielfacher Kritik an der Institution Zoo versucht der Verfasser mit dem vorliegenden Buch Verständnis für die Besonderheiten des Lebensraumes Zoo zu wecken. Denn Zootierhaltung ist heute keine reine Käfighaltung, vielmehr werden den Verhaltensweisen der Tiere entsprechende und damit tiergerechte Lebensräume geschaffen. Neben viel Hintergrundinformation werden auch einige selten so offen angesprochene Probleme diskutiert wie die Tötung überzähligen Nachwuchses im Rahmen einer sinnvollen Zucht oder zum Nutzen der Wissenschaft, ebenso wie die manchmal fragwürdige Wiedereinbürgerung von an den Menschen gewöhnten Wildtieren oder die zum Wohle der Tiere notwendige Trennung zum Besucher. Hier wird als Äquivalent für den Besucher der Streichelzoo als Kontaktzone empfohlen.

Alles in allem gibt der Verfasser für Außenstehende einen umfassenden Blick hinter die Kulissen des modernen, gut geführten Zoos. Jedem am Zoo Interessierten ist das Buch unbedingt zu empfehlen. Der Zoomann vermißt trotz gewisser Hinweise auf die an Bedeutung gewinnende Lehrfunktion des Zoos u. U. neue, wegweisende Gedanken zur Institution Zoo. J. LANGE, Stuttgart

CURIO, E.: **The Ethology of Predation.** Zoophysiology and Ecology. Vol. 7. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976. 250 p., 70 figs., 16 tables, DM 72,–.

Der Begriff des Beuteverhaltens wird weit gefaßt und umschließt alle Verhaltensweisen, die es ermöglichen, ein lebendes Beuteobjekt zu lokalisieren, zu überwältigen und zu töten. Die Tatsache, daß das Verhalten des Räubers und des Beutetieres eng verschränkt sind (Koevolution), und daß ökologische Faktoren eine wesentliche Rolle in diesem Problemkreis spielen, macht die zentrale Bedeutung der Fragestellung klar, weist aber zugleich auf ihre Komplexität hin.

Im vorliegenden Band behandelt CURIO in umfassender und kritischer Weise auf sehr breiter Grundlage das Verhalten des Räubers. Feldbeobachtungen, Laborversuche und theoretische Ausdeutung werden zu einem Gesamtbild nach dem derzeitigen Wissensstand verknüpft. Der Stoff wird sinnvoll in folgende Hauptabschnitte gegliedert: Innere Faktoren (Hunger, Rhythmen), Suchen nach Beute, Erkennen, Auswahl des Beuteobjektes, Jagd

(Jagdmethoden, Jagderfolg, Einzel- und Gruppenjagd). Die Teilprobleme werden anhand zahlreicher Beispiele aus dem gesamten Tierreich analysiert. Beispiele aus der Säugetierkunde sind in reichem Maße berücksichtigt. Soweit möglich, versucht der Verfasser allgemein Gültiges herauszuarbeiten. Ein umfangreiches Literaturverzeichnis ist diesem grundlegenden und wichtigen Werk beigegeben.

Das Verhalten des Beutetieres soll in einem folgenden Band behandelt werden.

D. Starck, Frankfurt/M.

Heymer, A.: **Ethologisches Wörterbuch.** Deutsch-Englisch-Französisch. Berlin-Hamburg: Paul Parey 1977. 238 S., 138 Abb., DM 28,–.

Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung hat in zunehmendem Maße die Einführung neuer Fachausdrücke mit sich gebracht. Dabei werden vielfach Worte der Verkehrssprache verwendet, aber auf eine fachspezifische, semantische Bedeutung fixiert. Dadurch entstehen zweifellos Schwierigkeiten der Verständigung, besonders wenn es sich um Übertragung in eine Fremdsprache handelt. Eine einfache listenmäßige, lexikalische Zusammenstellung wäre wenig hilfreich.

Der Verfasser des vorliegenden Buches hat das Problem einer derartigen Terminologie in sehr geschickter Weise gelöst. Er bringt nicht etwa hintereinander drei Lexika der berücksichtigten Sprachen, sondern geht von den deutschen Fachausdrücken aus, die in alphabetischer Reihenfolge das Grundgerüst bilden. Ausschlaggebend war die Überlegung, daß ein sehr großer Teil des Schrifttums, insbesondere in den frühen Jahren der Verhaltensforschung, in deutscher Sprache veröffentlicht wurde und viele Grundbegriffe zunächst deutsch formuliert wurden. Dem Stichwort wird jeweils eine eingehende sachliche Erläuterung beigegeben. Die sprachliche Erklärung des Terminus wird, soweit nötig, berücksichtigt. Dem deutschen Text folgt das englische und dann das französische Stichwort gleichfalls mit ausführlicher Erläuterung. Diese sind naturgemäß nicht mehr alphabetisch geordnet. Dennoch dürfte die Benutzung des Buches auch für das Auffinden der fremdsprachlichen Ausdrücke keine allzugroßen Schwierigkeiten machen, da durch zahlreiche Abbildungen und Verwendung verschiedener Drucktypen das Suchen wesentlich erleichtert wird, und Indices in den drei Sprachen beigegeben sind. Es ist zu hoffen, daß das Werk eine weite Verbreitung findet und zur Verständigung beiträgt. Vor allem wäre zu hoffen, daß Übersetzer aus dem Deutschen sich des Wörterbuches bedienen und grausame Fehlübersetzungen, wie sie leider nicht selten vorkamen, vermeiden.

D. Starck, Frankfurt/M.

Le Louarn, H.; Saint Girons, M.-C.: **Les Rongeurs de France.** Paris: Institut National de la Recherche Agronomique 1977. 163 S., 56 Abb., 12 Tab., Fr. 80,–.

Das Buch beabsichtigt, das in den vergangenen Jahren rasch verfeinerte Wissen über die Kennzeichen, die Verbreitung und Lebensweise der Nagetiere Frankreichs knapp und übersichtlich darzustellen und vor allem auch dem Praktiker zugänglich zu machen. In seinem Hauptteil schließt es in Umfang und Abgrenzung eng an den Nagerteil des 1973 von Saint Girons veröffentlichten Buches „Les Mammifères de France et du Benelux" an. Inhaltlich hat sich schon wieder einiges geändert: So wird die Verteilung von 3 Formen von *Arvicola terrestris* auf einer Karte dargestellt, bei der Kennzeichnung der *Pitymys*-Arten auf das inkonstante Merkmal der hinteren Nasaliabegrenzung verzichtet. Die Verbreitungskarten — teils pauschal, teils mit Einzelpunkten — sind sämtlich neu und weichen in vielen Einzelheiten von den früheren Karten ab. Bisweilen (Nutria, Haselmaus) sind sie hier überhaupt erstmals zu finden. Neu und nützlich sind auch Kapitel über die Rolle der Nager als Krankheitsüberträger, über Bekämpfungsmöglichkeiten, über Dichteschätzungen, Populationsdynamik und die produktionsbiologische Rolle von Nagern sowie die Tabellen über ihre Höhenverbreitung und Verbreitung auf den französischen Atlantikinseln, und die Angabe einiger Kennzeichen und Parameter zur Lebensweise. Wenn sich unter so vielen Tatsachen einige Fehler einschleichen, ist das verzeihlich: So haben *Marmota* und *Sciurus* entgegen S. 11 ein Baculum, in Tab. 3 und 11 wiederholen und widersprechen sich zum Teil Angaben über Wurfstärken, Hunde- und Zwergbandwurm sind in Tab. 7 versehentlich als Protozoen aufgeführt, die Hausmaus ist entgegen S. 50 keineswegs nacktschwänzig, *Pitymys subterraneus* und *Dryomys nitedula* kommen entgegen Tab. 9 auch in Italien vor, Erd-, Feld- und Schneemaus haben entgegen Tab. 11 8, nicht 6 Zitzen. Die Zeichnungen sind von unterschiedlicher Qualität. Einige Schädelzeichnungen (Fig. 19, 38, 50) sind recht groß oder verzeichnet.

Trotzdem wird das Buch seinen Zielen insgesamt gerecht. Es ist eine moderne, komprimierte, dem aktuellen Wissensstand entsprechende Darstellung, wie sie zur Zeit für kein anderes Land Europas vorliegt.

J. Niethammer, Bonn

HALTENORTH, TH.; DILLER, H.: **Säugetiere Afrikas und Madagaskars.** München, Bern, Wien: BLV Verlagsgesellschaft 1977. 403 S., 358 farb. Abb., 42 Zeichn., 245 Verbreitungskarten, DM 36,—.

Vier Jahre nach dem Erscheinen einer deutschsprachigen Ausgabe des Buches von DORST/DANDELOT, „The larger Mammals of Africa" (Säugetiere Afrikas. Hamburg u. Berlin: Verlag Paul Parey), hat die Bayerische Verlagsgesellschaft ein Bestimmungsbuch unter ähnlichem Titel herausgebracht. Die Bücher gleichen sich im grundsätzlichen Aufbau: die textliche Darstellung wird durch Verbreitungskarten und zahlreiche farbige und einige schwarz-weiße Abb. (Gazellengehörne und Meerkatzenköpfe) ergänzt. In die Darstellung mit aufgenommen sind die Säugetiere Madagaskars. Unberücksichtigt bleiben — wie schon im DORST/DANDELOT — die Kleinsäuger, von denen nur die Rüsselspringer erwähnt werden. Dem Hauptteil des Buches vorangestellt ist in einem einleitenden Kapitel die Erd- und Klimageschichte Afrikas und Madagaskars und die Geschichte der Säugetierwelt dieser Gebiete. Im Hauptteil selbst werden auf 290 S. über 300 Arten behandelt mit z. T. sehr ausführlichen Angaben zum Aussehen, Verhalten und Lebensraum, zur Verbreitung, Lebensweise und Fortpflanzung, so daß mehr als nur ein Bestimmungsbuch entstanden ist. Dem Hauptteil schließen sich zahlreiche farbige Abbildungen an, die auch in der Reproduktion den Kenner und Könner erkennen lassen. In einem letzten Abschnitt werden in Afrika eingeführte große Säugetiere besprochen, darunter Rot- u. Damhirsch, Himalaja-Tahr, Grauhörnchen und Nutria. Ein Register wissenschaftlicher Namen und der Namen in den Umgangssprachen (deutsch, englisch, französisch, Afrikaans, Kisuaheli, madagassisch) beschließt das Buch, das wie schon der DORST/DANDELOT als ein unentbehrliches Nachschlagewerk nicht nur für den nach Afrika reisenden Tierfreund angesehen werden muß. H. REICHSTEIN, Kiel

EWERT, J.-P.: **Neuro-Ethologie.** Einführung in die neurophysiologischen Grundlagen des Verhaltens. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976. Heidelberger Taschenbücher Bd. 181. 259 S., 136 Abb., DM 24,80.

Eine kurz gefaßte und klar geschriebene Einführung in das Grenzgebiet zwischen Verhaltensforschung und Neurophysiologie fehlt bisher im deutschen Schrifttum. Der Verfasser sucht diese Lücke mit vorliegendem Buch zu schließen. Daß dieser Versuch in hervorragender Weise gelungen ist, zeugt von dem großen didaktischen Geschick des Verfassers. Nach kurzen Einführungen in die Geschichte und in die Aufgaben und einer knappen Darstellung der Neurohistologie und der Physiologie der Nervenerregung und Erregungsleitung werden einige Grundbegriffe der Ethologie (Auslösemechanismus etc.) erklärt. Der umfangreichste Teil des Buches behandelt exemplarisch die Vorgänge bei der zentralnervösen Verarbeitung von Auslösern, vor allem dargelegt am optischen System der Erdkröte, über das dem Autor selbst grundlegende Arbeiten zu verdanken sind. Es folgt ein Beitrag mit Beispielen über Auslösung und Steuerung von Verhaltensweisen durch andere sensorische Systeme (Geruchs- und Vibrationssinn bei Insekten, akustische Kommunikation bei Grillen und Kröten, Echoortung bei Fledermäusen, Elektroortung bei Fischen). Schließlich wird kurz über Neuronenschaltung für feste Verhaltensprogramme und in knapper, aber sehr gelungener Form über Repräsentation der Verhaltensmotivation im Gehirn (Hirnreizung, Ausschaltungsversuche: Hunger-Durst, Sexualverhalten, Aggressivität, sozialer Streß, Lernverhalten) berichtet. Eine umfangreiche zusammenfassende Darstellung über Methodik — für eine Einführung von großem Wert — beschließt das Werk, dem eine Liste weiterführender Literatur beigegeben ist. Das Buch kann in jeder Hinsicht warm empfohlen werden. D. STARCK, Frankfurt/M.

NICKEL, R.; SCHUMMER, A.; SEIFERLE, E.: **Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.** Bd. I: Bewegungsapparat. 4. Aufl. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1977. 539 S., 517 Abb., Ln. DM 148,–.

Dieser erste Band des fünfbändigen Lehrbuches erschien in erster Auflage bereits 1954. Im Zuge der Fertigstellung aller übrigen Bände des Gesamtwerkes in den letzten Jahren wird nun auch von diesem Band eine neu bearbeitete 4. Auflage vorgelegt. Die Neuerungen gegenüber der letzten Auflage sind: Angleichung der Nomenklatur an die Nomina Anatomica Veterinaria von 1973, 35 neue Abbildungen zum aktiven Bewegungsapparat, Änderungen ursprünglicher Strichzeichnungen in plastisch wirkende Halbtonzeichnungen und Aufnahme eines Literaturverzeichnisses auf neuestem Stand. Mit dem Erscheinen dieses Bandes liegt das Gesamtwerk in moderner Fassung vor. D. KRUSKA, Hannover

Nutztierethologie

Das Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere – Eine angewandte Verhaltenskunde für die Praxis. Herausgegeben von Prof. Dr. Dr. Hans Hinrich Sambraus, München. Mitarbeiter: Doz. Dr. Harald Brummer, Gießen; Dr. Gerrit van Putten, Zeist; Prof. Dr. Dr. Hans Hinrich Sambraus, München; Tierarzt Michael Schäfer, Franzheim; Dr. Günter Wennrich, Celle. 1978. 315 Seiten mit 89 Abbildungen und 9 Tabellen. Ganz auf Kunstdruckpapier. Balacron geb. 78,– DM

Die von der Verhaltensforschung bisher weitgehend vernachlässigten landwirtschaftlichen Nutztiere einschließlich der Ziege und des Arbeitspferdes sind Gegenstand dieses Buches. Nach einer einleitenden und allgemeinen Erörterung der Grundlagen und Ursachen des Verhaltens folgt die spezielle Ethologie, die vergleichende Betrachtung des Verhaltens der einzelnen Tierarten. Ausgehend von den Bedürfnissen der Tiere und den Grenzen des für sie Zumutbaren, werden abschließend im Rahmen der angewandten Ethologie die Anwendungs- und Beeinflussungsmöglichkeiten des Verhaltens aufgezeigt und Haltungsbedingungen nahegelegt, unter denen zumindest essentielle Verhaltensweisen ablaufen können. Die Autoren unterstützen damit zugleich die im Tierschutzgesetz erhobenen Forderungen nach artgemäßen, verhaltensgerechten und insgesamt tierwürdigeren Haltungsbedingungen.

Aus dem Inhalt:

Allgemeine Ethologie (Einleitung; Anpassungsfähigkeit; Prägung; Ethologische Grundlagen der Tierbehandlung)

Spezielle Ethologie (Rind; Schaf; Ziege; Schwein; Pferd; Huhn)

Angewandte Ethologie (Tiertransport; Verhaltensstörungen; Verhaltensbeeinflussung durch Pharmaka)

Anhang (Definitionen; Sachverzeichnis)

Von Prof. Dr. Dr. Hans Hinrich Sambraus liegen außerdem vor:

Das Sexualverhalten des Hausrindes, speziell des Stieres

Heft 6 der Schriftenreihe „Fortschritte der Verhaltensforschung – Advances in Ethology". 1971. 55 Seiten mit 25 Abbildungen und 9 Tabellen. Kartoniert 19,80 DM.

Das Sexualverhalten der domestizierten einheimischen Wiederkäuer

Heft 12 der Schriftenreihe „Fortschritte der Verhaltensforschung – Advances in Ethology". 1973. 100 Seiten mit 31 Abbildungen und 41 Tabellen. Kartoniert 37,– DM

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 178,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 32,60 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Tiergeburtshilfe

Von Johannes Richter und Richard Götze. 3., völlig neubearbeitete Auflage, herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. mult. Gustav Rosenberger, Hannover, und Prof. Dr. Drs. h. c. Harry Tillmann, Gießen. Unter Mitarbeit von Prof. Dr. Erich Aehnelt, Hannover; Prof. Dr. Kurt Arbeiter, Wien; Dr. Klaus-Henning Bähr, Oldenburg; Prof. Dr. Dr. h. c. Walther Baier, München; Prof. Dr. Heinrich Behrens, Hannover; Prof. Dr. Max Berchtold, Zürich; Prof. Dr. Dr. h. c. Cornelius H. W. de Bois, Utrecht; Doz. Dr. Harald Brummer, Gießen; Prof. Dr. Horst Frerking, Hannover; Prof. Dr. Wilhelm Gehring, Gießen; Priv.-Doz. Dr. Jürgen Gropp, München; Prof. Dr. Eberhard Grunert, Hannover; Prof. Dr. Hanns Joachim Heidrich, Berlin; Prof. Dr. Niels Ole Rasbech, Kopenhagen; Prof. Dr. Georg Wilhelm Rieck, Gießen; Prof. Dr. Meinhard Werner Rüsse, München; Prof. Dr. Franz Schaetz, Berlin; Prof. Dr. Wilhelm Schulze, Hannover; Prof. Dr. Drs. h. c. Marcel Vandeplassche, Gent; Prof. Dr. Rudolf Erich Zeller, Hannover. 1978. XX, 921 Seiten mit 638 Abbildungen, davon 75 farbig, und 44 Übersichten. Ganz auf Kunstdruckpapier. Leinen 290,— DM

Die langerwartete Neuauflage des „Richter/Götze“ berücksichtigt die aktuellen Erkenntnisse und das neueste Schrifttum aus dem gesamten Gebiet der tierärztlichen Geburtshilfe bei großen und kleinen Haustieren. Ausgehend vom normalen Verlauf von Gravidität, Geburt, Puerperium und Laktation, werden die pathologischen Abweichungen einschließlich der Krankheiten von Neugeborenen, und ihre Diagnose, Therapie und Prophylaxe in bewährter Weise ausführlich dargestellt. Damit steht der „Richter/Götze“ als umfassendes Lehr- und Handbuch für die Studierenden und die in Praxis, Forschung und Lehre tätigen Veterinärmediziner nach neuestem Stand wieder zur Verfügung.

Aus dem Inhalt: **Überblick über die Geschichte der Tiergeburtshilfe; Bedeutung und Aufgaben der Tiergeburtshilfe; Die normale Gravidität** (Allgemeines; Blastogenese und Bildung der Fetalmembranen; Implantation und Plazentation; Endokrinologie der Trächtigkeit; Die wachsende Frucht; Das gravide Muttertier; Dauer der Gravidität; Die Diagnose der Gravidität). **Die normale Geburt** (Ursachen des Geburtseintritts; Geburtsweg; Geburtskräfte; Normale Lage, Stellung und Haltung der Früchte in der Geburt; Anzeichen der nahenden Geburt; Geburtsstadien; Leitung der normalen Geburt; Versorgung, Unterbringung und Ernährung der Neugeborenen). **Das normale Puerperium** (Erste Phase der Involution; Zweite Phase der Involution; Die Laktation im Puerperium; Haltung und Pflege des Muttertieres im Puerperium). **Pathologie der Gravidität** (Anomalien und Krankheiten der Eihäute und der Fruchtwässer; Von den Früchten ausgehende Störungen der Gravidität; Vom mütterlichen Genitale ausgehende Störungen der Gravidität; Stoffwechselstörungen, Krämpfe und Lähmungen des Muttertieres während der Trächtigkeit und Laktation; Störungen der Graviditätsdauer). **Pathologie der Geburt** (Die geburtshilfliche Untersuchung bei gestörtem Geburtsvorgang; Geburtsstörungen seitens des Muttertieres; Geburtsstörungen durch Eihäute und Nabelstrang; Geburtsstörungen seitens der Früchte; Vorbereitende Maßnahmen zur Hilfeleistung; Operative Verfahren der Hilfeleistung am Fetus; Operationen am Muttertier; Geburtsverletzungen und Geburtsschäden des Muttertieres). **Pathologie des Puerperiums** (Störungen der Nachwehen und des Abganges der Nachgeburt; Die puerperalen bakteriellen Erkrankungen; Stoffwechselstörungen, Toxikosen, Neurosen und Allergosen des Muttertieres im Puerperium; Unphysiologisches Verhalten der Muttertiere gegenüber den Neugeborenen). **Pathologie der Früchte, Neugeborenen und Säuglinge** (Säuglingsinfektionen). **Rechtsfragen der Tiergeburtshilfe** (Die Haftpflicht des Tierarztes; Versicherungsschutz tragender und gebärender Tiere sowie der Neugeborenen). **Sachverzeichnis.**

Biologie der Geburt

Eine Einführung in die vergleichende Geburtskunde. Von Dr. Cornelis Naaktgeboren, Amsterdam, und Prof. Dr. Everhard Johannes Slijper. 1970. 225 Seiten mit 275 Abbildungen und 14 Tabellen. Ganz auf Kunstdruckpapier. Leinen 58,— DM

„Die Autoren des vorzüglichen Werkes haben in neun Kapiteln sehr viel Wissenswertes aus Schrifttum und Praxis auf dem Gebiet des Partusgeschehens zusammengetragen. Die Geburtskunde aus vergleichender Sicht bietet dem Leser viel Wissenswertes über die Geburt bei Säugern einschließlich des Menschen. Umfassende Kenntnis der zoologischen Literatur, eigene Beobachtungen und Experimente liegen der komprimierten, jedem Vorgebildeten verständlichen Darstellung zugrunde.“ Österreichische Tierärztezeitung

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Vol. 43 (5), 249-312, 1978 ISSN 0044-3468



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 5, 249—312

ASTM-Coden: ZSAEA7 43 (5), 249—312 (1978)

Die sozialen Laute der Gemeinen Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* bei Konfrontation am Futterplatz unter experimentellen Bedingungen

Von Hilde Sailler und U. Schmidt[1]

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 21. 4. 1978

Abstract

Social calls of the common vampire bat (Desmodus rotundus) during aggressive behaviour at the feeding place in the laboratory

Investigated the social calls of 5 *Desmodus rotundus* in an experimental arena. Two animals at a time were allowed to feed together and all low frequency sounds (up to 25 kHz) were recorded. The bats were aquainted with each other to different degrees. So the aggressiveness varied markedly in the different combinations. The sounds were analysed by oscilloscope and sonagraph and 6 different types of calls were distinguished.

1. Attacking cry: It was allways uttered during the tournament fights. This call is quite intensive and its frequency composition and durations is very variable. There were two distinct types of attacking cries (type A: one modulated frequency between 12 and 20 kHz; type B: a fundamental at about 2 kHz and 2 to 8 harmonics). These cries allways occur in groups of 2 to 6 calls.
2. Quarrel call: It was uttered, when the bats were pushing each other side by side. It has a duration of 165 ± 91 ms ($\bar{x} \pm s$) and posesses a fundamental of ca. 2 kHz and 2 to 4 harmonics up to 10 kHz. Quarrel calls are usually slightly falling in frequency.
3. Threat call: It was heard, when the bats were threatening. These calls are short (13 ± 4 ms) and are uttered singly or in groups. Their frequency is falling from about 20 kHz to about 10 kHz.
4. Spitting: A spitting noise (duration 43 to 100 ms) with frequencies up to 10 kHz was uttered when threatening.
5. Contact call: This was the only call registered in these experiments, which was definitely not correlated to aggression. It was uttered, when two animals were grooming each other. The call is variable in frequency (5,5—14 kHz) and has no harmonics in the audible range (duration 84 ± 50 ms).
6. „Knätschlaut“: This noiselike call (duration 176 ± 95 ms; frequency range 1—12 kHz) was not associated with a certain situation.

Einleitung

Soziale Lautäußerungen finden sich bei allen bisher untersuchten Chiropterenarten (z. B. Bradbury 1977: *Hypsignathus;* Bradbury und Emmons 1974: Emballonuridae; Brown 1976: *Antrozous;* Gould 1971: *Myotis* und *Eptesicus,* 1977: Phyllostomatidae; Gould et al. 1973: Phyllostomatidae; Kulzer 1958: *Rousettus;* Nelson 1964: *Pteropus;* Neuweiler 1969: *Pteropus;* Schmidt 1972: *Desmodus;* Wickler und Seibt 1976: *Epomophorus).* Die meisten dieser Lautäußerungen treten in Verbindung mit dem Paarungsverhalten und in der Mutter-Kind-Beziehung auf;

[1] Wir danken Herrn Prof. H. Schneider für die Unterstützung der Arbeit und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Hilfe.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0249 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 249—261

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

in anderen Funktionskreisen sind soziale Laute von Fledermäusen nicht analysiert worden.

Die Gemeine Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)* zeigt am Futterplatz sowohl im Freiland als auch im Labor ein sehr charakteristisches innerartliches Aggressionsverhalten, bei dem auch niederfrequente, für den Menschen hörbare Laute ausgestoßen werden (GREENHALL et al. 1971; SCHMIDT und VAN DE FLIERDT 1973; SCHMIDT und MANSKE 1973). Diese Untersuchungen sollten zeigen, ob dabei unterschiedliche Lauttypen auftreten, die bestimmten Verhaltenssituationen zugeordnet sind.

Material und Methode

Die Experimente wurden an 5 Vampirfledermäusen *Desmodus rotundus murinus*, Wagner (3 ♂♂. 2 ♀♀) durchgeführt. Die ♂♂ R und Q und das ♀ S waren Wildfänge aus Mexiko (gefangen 1969). Das ♂ J (geboren 1973) und das ♀ P (geboren 1971) wurden in der Gefangenschaft nachgezogen. Während des Versuchszeitraumes waren die Fledermäuse einzeln in Aufenthaltskäfigen (30×20×30 cm) untergebracht. Nur zum Fressen durften sie in die Versuchsarena (110×70×100 cm), deren Decke und Seitenwände mit kunststoffbeschichtetem Maschendraht bespannt war. Die dem Beobachter zugewandte Vorderfront bestand aus Plexiglas; hier befand sich auch die Einschuböffnung für das Futterröhrchen. Die Aufenthaltskäfige waren an der Rückfront befestigt, ihre Verbindungstüren zum Flugkäfig konnten vom Platz des Experimentators aus bedient werden. Um Schallreflexionen auszuschalten, war die Versuchsarena von schalldämmenden Platten umkleidet (Abb. 1). Während der Experimente war die Arena mit Rotlicht ausgeleuchtet. Nach einer mehrwöchigen Eingewöhnungsphase, bei der die Tiere einzeln daran gewöhnt wurden, zu bestimmten Zeiten in der Versuchsarena zu fressen, wurden die Versuchstiere zu den Futterzeiten paarweise in die Arena gelassen. Eine Versuchsserie umfaßte 5 fortlaufende Versuchstage, in denen jeweils die beiden gleichen Vampire für 1 Stunde gemeinsam fressen konnten. Da nur jeweils ein Tier am Futterröhrchen Platz fand, mußte sich eine Rangordnung einstellen, die die Reihenfolge des Fressens bestimmte. Der Bekanntheitsgrad der Tiere untereinander war sehr unterschiedlich. Das ♂ R und das ♀ P lebten ständig zusammen (Kontrollgruppe; wurden erst jeweils 1 Stunde vor Versuchsbeginn getrennt), ♂ Q und ♀ S waren vor den Experimenten 3 Monate getrennt, die anderen Tiere hatten seit mehreren Jahren keinen Kontakt miteinander oder kannten sich gar nicht. Folgende Aufstellung enthält die Kombinationen in den einzelnen Versuchsserien und den Bekanntheitsgrad der Vampirfledermäuse.

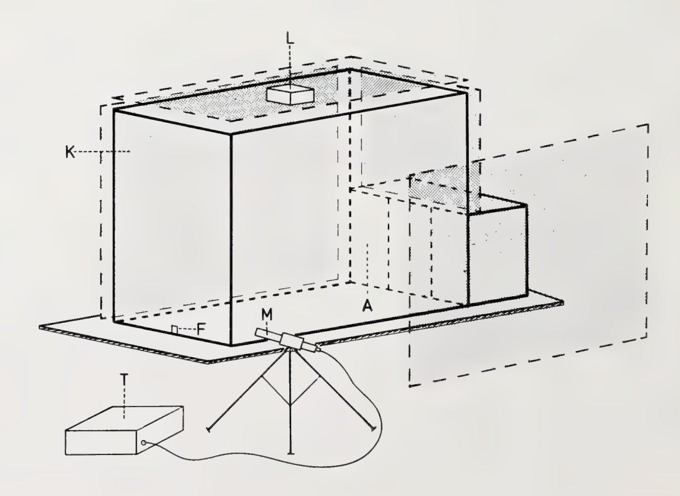


Abb. 1. Versuchsanlage. A =Aufenthaltskasten; F = Einschuböffnung für das Futterröhrchen; K = Flugkäfig; L = Lampe, M = Mikrophon, T = Tonbandgerät. Die schraffierten Flächen stellen die Platten dar, die zur Verhinderung von Schallreflexionen dienten

1. Versuchsserie: ♂ R — ♀ P Kontrollgruppe
2. Versuchsserie: ♂ R — ♂ J kennen sich nicht
3. Versuchsserie: ♂ R — ♂ Q seit 7 Jahren getrennt
4. Versuchsserie: ♂ R — ♀ S kennen sich nicht
5. Versuchsserie: ♂ Q — ♀ P kennen sich nicht
6. Versuchsserie: ♂ Q — ♂ J kennen sich nicht
7. Versuchsserie: ♂ Q — ♀ S seit 3 Monaten getrennt
8. Versuchsserie: ♂ J — ♀ P seit ca. 4 Jahren getrennt
9. Versuchsserie: ♂ J — ♀ S kennen sich nicht
10. Versuchsserie: ♀ P — ♀ S kennen sich nicht

Alle Verhaltensweisen, die während des Versuchs auftraten, wurden protokolliert. Während des einstündigen Experiments wurden mit einem Sennheiser Kondensator-Mikrophon MKH 415 auf ein Uher-4200-Stereo-Tonbandgerät (19 cm/s) alle Laute im Flugkäfig aufgezeichnet. Das Mikrophon war an der rechten Längsseite des Käfigs ca. 40 cm vom Futterplatz entfernt installiert (Abb. 1). Die Dauer der Laute wurde anhand von Oszillogrammen (Oszillograph Tektronix Typ 564 B) ausgemessen und die mittlere Lautlänge und ihre Standardabweichung bestimmt, der Frequenzaufbau wurde mit einem Sonagraphen Key-Electric 7029 ermittelt.

Ergebnisse

Ethologische Beobachtungen

Der Grad der Aggression drückt sich bei *Desmodus* in unterschiedlichen Verhaltensweisen aus (Schmidt und Van de Flierdt 1973). Die stärkste Form der Aggression zeigt sich in einem Kommentkampf. Er beginnt mit Flügeltrommeln auf den Unter-



Abb. 2. Beim Kampf an der Käfigdecke umklammern sich zwei ♂♂ Vampirfledermäuse

grund. Stellt sich der Angegriffene dem Kampf, so schlagen sich beide Kontrahenten mit den zusammengefalteten Flügeln, bis einer flieht. Die Kämpfe dauern nur wenige Sekunden; sie können sowohl auf dem Boden als auch an Wand und Decke des Käfigs ausgetragen werden. Häufig preßt der Überlegene mitten aus dem Flügelschlagen heraus dem Schwächeren die Flügel fest an den Körper. Erst wenn der so Umklammerte sich ganz still verhält, läßt der Gegner ab und entfernt sich (Abb. 2).

Die nächst schwächere Form der Aggression ist das Breitseitschieben. Die Gegner nähern sich dabei breitseits und jeder versucht den anderen vom Platz zu schieben. Heftiges Breitseitschieben geht häufig in einen Kampf über. Den Kampfhandlungen und dem Breitseitschieben geht meist ein Drohen voraus. Dabei macht sich der Drohende möglichst groß und nähert sich steifbeinig dem Gegner; in einiger Entfernung klopft er mit einem Flügel ein- oder mehrmals auf den Boden.

Eine weitere Drohhaltung wurde bei der Kombination ♂ J — ♂ R beobachtet. Beide Tiere hingen sich, die Köpfe einander zugewandt, um wenige Zentimeter versetzt, mit ca. 5 cm Abstand, an der Decke gegenüber. Sie hielten sich mit Daumen- und Fußkrallen am Draht fest und pendelten mit dem Kopf und dem Vorderkörper hin und her, während sich die Schnauzen einander näherten. Lagen die Köpfe fast auf gleicher Höhe, fuhren beide gleichzeitig zurück und das Pendeln begann von neuem. Dieses Verhalten konnte auch in Breitseitschieben und in Kampf übergehen. Die Pendelbewegungen wechselten mit Nickbewegungen des Kopfes ab. Ab und zu wurde diese Drohhaltung von Flügelklopfen begleitet.

In diesen Experimenten zeigten die beiden Tiere ♂ J und ♀ S mehrmals eine Verhaltensweise, die bei Jungtieren als Beschwichtigungsgeste sehr stark ausgeprägt ist (Schmidt und Manske 1973). Dabei wird der dem Angreifer zugewandte, zusammengefaltete Flügel angehoben und der Oberkörper zur Seite geneigt. Es konnte auch hier nie beobachtet werden, daß daraufhin ein Angriff erfolgte.

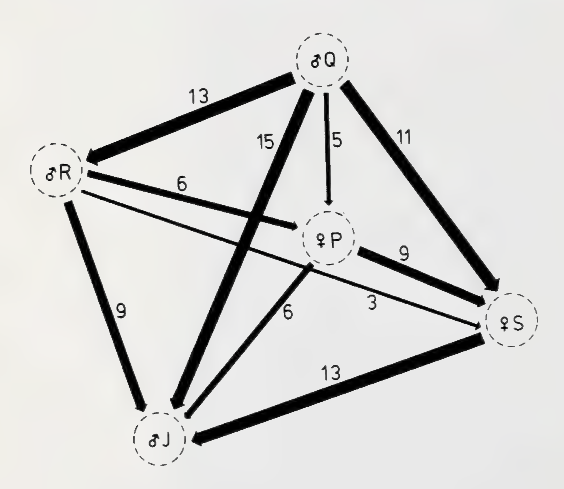


Abb. 3. Dominanzverhältnis der 5 Versuchstiere. Die Pfeildicke gibt die Abstufung der Dominanz an (dicke Pfeile = starke Dominanz; dünne Pfeile = schwache Dominanz). Die Pfeilrichtung ist mit der Dominanzrichtung identisch. (s. Text)

Die verschiedenen Gruppierungen ergaben eindeutige Dominanzverhältnisse zwischen den Einzeltieren: ♂ Q war allen anderen überlegen, gefolgt von ♂ R; ♂ J erwies sich in allen Kombinationen als das rangniedere Tier. Abb. 3 zeigt die Dominanzverhältnisse zwischen den Versuchstieren. Der Grad der Dominanz wurde durch ein Punktsystem ermittelt. Für jeden Versuchstag wurden 3 Punkte verteilt (1. Pkt.: erstes Tier am Futter; 2. Pkt.: erstes Tier gesättigt; 3. Pkt.: Mehrzahl der Konfrontationen gewonnen). Die Zahlen in Abb. 3 geben den Punkteabstand zwischen den Einzeltieren an.

Die meisten Auseinandersetzungen und aggressiven Handlungen fanden am ersten Tag statt. Schon am zweiten Tag geht die Anzahl der Gesamtaggressionen stark zurück (Abb. 4). Der Unterschied erwies sich als hoch signifikant (t-Test: $p < 0{,}001$). In den folgenden Tagen blieb die Anzahl der aggressiven Handlungen auf einem konstanten Niveau. Die einander bekannten Tiere (♂ R – ♀ P; ♂ Q – ♀ S) besitzen von Anfang an eine gleichbleibend niedrige aggressive Aktivität.

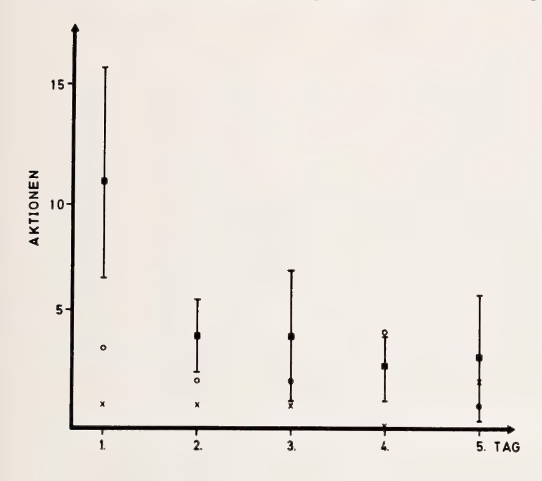


Abb. 4. Abhängigkeit der Anzahl der aggressiven Aktionen von den Versuchstagen. ■ = Gesamtzahl der aggressiven Handlungen an den Begegnungen ($\bar{x} \pm s$) ohne die Kombination ♂ R — ♂ J; ♂ R — ♀ P; ♂ Q — ♀ S; ○ = Aggressive Handlungen aus der Begegnung ♂ Q — ♀ S; x = Aggressive Handlungen aus der Begegnung ♂ R — ♀ P

Analyse der sozialen Laute

Angriffsschrei

Angriffsschreie traten nur beim Kommentkampf auf. Immer wenn eine Vampirfledermaus einen Artgenossen angriff begann sie gleichzeitig diese Kampflaute auszustoßen. Genauso abrupt wie sie einsetzten, hörten die Schreie auf, wenn der Kampf beendet war. Während die Fledermäuse schrien, trommelten sie mit den Flügeln auf den Boden. Bei der Lautregistrierung wurden immer gleichzeitig die Schreie und das Flügeltrommeln aufgenommen. Die Bewegungen während des Kampfes liefen so schnell ab, daß nicht erkennbar war, wer von den Kämpfenden jeweils die Laute ausstieß. Anhand der Sonagramme war kein Überlappen zweier Schreie ersichtlich, was auf Lautäußerungen von beiden Kontrahenten gedeutet hätte, auch der Zeitabstand zwischen den Lauten einer Sequenz ist sehr gleichmäßig. Da die Kampfschreie eine große Variationsbreite im Lautaufbau aufweisen, war anhand der Lautaufnahmen nicht zu unterscheiden, ob eine Lautgruppe von nur einem Tier oder beiden Kontrahenten stammte. Da auf Fotografien nur der Angreifer das Maul weit geöffnet hält, erscheint es jedoch wahrscheinlich, daß die Schreie nur vom Angreifer ausgestoßen werden.

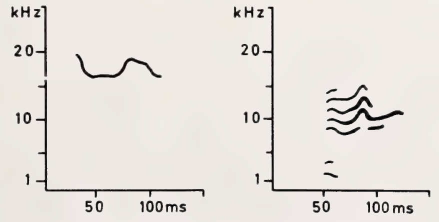


Abb. 5. Angriffsschreie. Links: A-Typ; rechts: B-Typ (nach Sonagrammen gezeichnet). Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Bei den 65 ausgewerteten Schreien ergab sich eine Lautlänge von 82 ± 32,7 ms ($\bar{x}$ ± s). Der längste Schrei dauerte 219 ms, der kürzeste nur 30 ms. Bei dieser Lautform ließen sich zwei Lauttypen unterscheiden, die als A-Typ und B-Typ bezeichnet wurden (Abb. 5). In der Lautlänge zeigten sie keine signifikante Abweichung, aber sie besitzen einen sehr unterschiedlichen Frequenzaufbau: Der A-Typ ist tonhaft, stark frequenzmoduliert; sein Frequenzbereich liegt zwischen 12 und 20 kHz. Die Modulation erstreckt sich, beliebig auf- und abfallend, über eine Frequenzbandbreite von 2 bis 7 kHz. Es können kurze geräuschhafte Anteile enthalten sein.

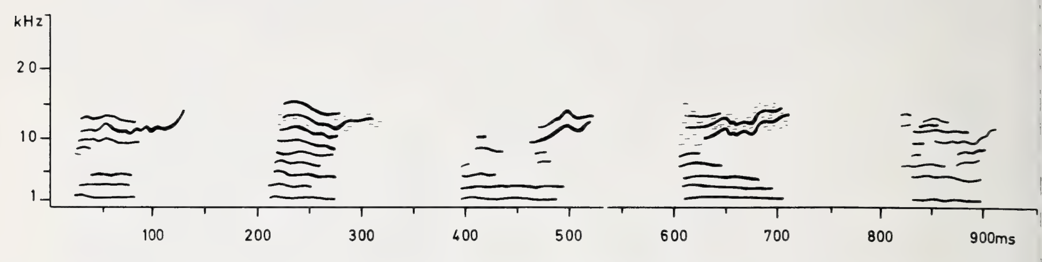


Abb. 6. Lautsequenz bei einem Angriff von ♂ Q auf ♂ J (nach Sonagramm gezeichnet). Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Der B-Typ ist klanghaft mit geräuschhaften Anteilen. Er hat eine Grundfrequenz um 2 kHz und weist zahlreiche Obertöne auf. Die Zahl der Harmonischen variiert sehr stark. Es können 2 bis 8 Obertöne vorhanden sein. Welche Harmonischen wegfallen, ist ebenfalls sehr unterschiedlich. Auch die Intensität der einzelnen Harmonischen innerhalb eines Lautes ist variabel. Die Bandbreite der Modulation beträgt 2 bis 3 kHz. Ein geräuschhafter Anteil ist sowohl im unteren (bis 10 kHz) als auch im höheren Frequenzbereich (bis 20 kHz) zu finden. Sehr häufig tritt eine Mischform beider Typen auf, wobei dem B-Typ ein A-Anteil vor- oder nachgeschaltet ist (Abb. 6,1. Laut). Die Angriffsschreie treten immer in Lautgruppen auf, in denen zumeist beide Lautformen vorkommen. 2 bis 4 Schreie pro Gruppe sind die Regel. Die Sequenzen beginnen meist mit einem Laut des A-Typs, daran reihen sich Laute des B-Typs und Übergangsformen. Die Pausen zwischen den einzelnen Schreien haben mit ca. 72,5 ms etwa die gleiche Länge wie die Laute selbst. In die Lautsequenz sind kurze Varianten des B-Typs eingeschoben. Sie können sowohl am Anfang als auch in der Mitte und am Schluß auftreten. Sie zeigen keine, bzw. eine geringe Modulation und enthalten einen stark geräuschhaften Anteil. Bei 14 Lauten dieses Typs, die wir bei extrem langen Sequenzen vorfanden, lag die Lautlänge bei 23,9 ± 4 ms. Der längste Schrei dauerte 28 ms, der kürzeste 15 ms. Diese kurze Variante des B-Typs unterscheidet sich in der Lautlänge vom normalen B-Typ hoch signifikant ($p < 0{,}0001$).

Streitlaut

Die Streitlaute sind dem Breitseitschieben zugeordnet. Ihre Wiederholungsrate hängt davon ab, ob ein heftiges Breitseitdrücken oder nur ein leichtes Drängeln stattfindet. Bei steigender Aggression werden die Pausen zwischen den Lauten kürzer und die Laute selbst intensiver. Läßt die Aggressivität nach, werden auch die Laute leiser, und die Intervalle werden länger. Diese Laute sind 165,8 ± 91,5 ms lang (der längste dauerte 557 ms, der kürzeste 43 ms). Es ließen sich keine Gruppierungen zu Sequenzen feststellen. Auch hier fanden sich in längeren Aktionsphasen kurze Varianten eingestreut — bis zu 4 Lauten hintereinander —, deren mittlere Lautlänge 20,6 ± 10 ms betrug (die maximale Lautlänge lag bei 39 ms, der kürzeste Laut war

8,7 ms lang). Die beiden Lautvarianten zeigten einen hoch signifikanten Unterschied in der Lautlänge ($p < 0,0001$). Der Frequenzaufbau der Streitlaute wurde an 47 Sonagrammen untersucht. Sie haben einen klanghaften Aufbau und enthalten 2 bis 4 Harmonische. Die kurzen Varianten haben ausschließlich nur 2 Obertöne. Ihre Grundfrequenz liegt bei 2 kHz. Auch sie sind frequenzmoduliert, meist leicht abfallend von 2 auf 1 kHz. Es können ebenfalls geräuschhafte Bestandteile enthalten sein, die bis zu 10 kHz reichen (Abb. 7, B).

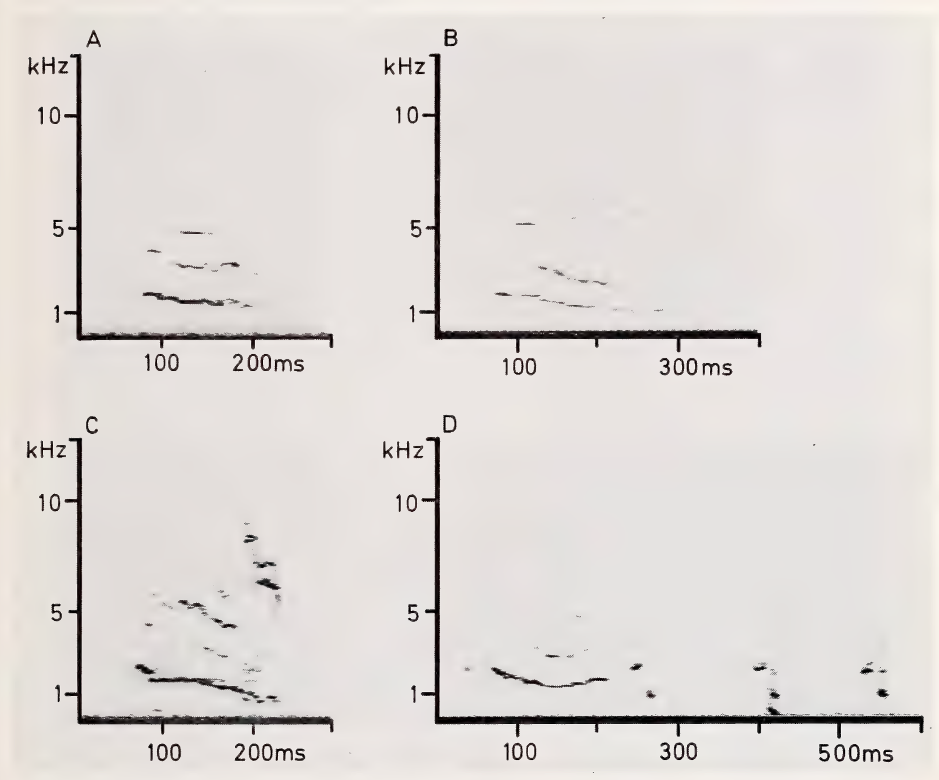


Abb. 7. Sonagramme der Streitlaute. A = Laut mit 4 Harmonischen; B = Laut mit 3 Harmonischen und geräuschhaftem Anteil; C = 2 Laute mit 4 und 3 Harmonischen; D = 4 Streitlaute: erster Laut mit Harmonischen, die 3 folgenden Laute sind kurze Streitlaute. Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Drohlaute

Der Drohlaut ist am häufigsten beim Drohen zu hören. Vor allem bei den Drohnick- und Drohpendelbewegungen zwischen ♂ R und ♂ J wurden sie ausgestoßen; dabei nahmen Lautstärke und Wiederholungsrate um so mehr zu, je näher sich die Köpfe kamen. Auch beim Drohklopfen wurden die Laute geäußert, besonders in den Phasen, die in Breitseitschieben oder in Kampf übergehen konnten. Als Drohlaute äußern die Vampire kurze, sehr hohe Laute. Nach dem Höreindruck lassen sie sich als Zirplaute bezeichnen. Sie treten einzeln oder in Salven auf, dabei bestehen die Salven aus 2 bis 4 Einzellauten. Aus Messungen an 234 Zirpern ließ sich eine durchschnittliche Länge von 13,4 ± 4 ms ermitteln (der längste Laut dauerte 26 ms, der kürzeste 4 ms). Bei den 51 untersuchten Lautgruppen betrug der Abstand zwischen den Lauten ca. 40 ms (die Extremwerte lagen bei 10 bzw. 70 ms). Die Wiederholungs-

raten der Zirper wie der Zirpserien hängen vom Erregungsgrad der Tiere ab. In Zeitabschnitten, in denen nicht sehr heftig gedroht wurde, waren die Intervalle sowohl bei den Einzellauten als auch bei den Serien wesentlich länger, als in Phasen stärkerer Aggressivität, wo die Pausen zwischen den Lauten insgesamt kürzer wurden. Der Frequenzaufbau dieser Drohlaute ist sehr einförmig. Der Frequenzbereich reicht von 10 kHz bis über 20 kHz; der Laut ist stark abfallend frequenzmoduliert (Abb. 8).

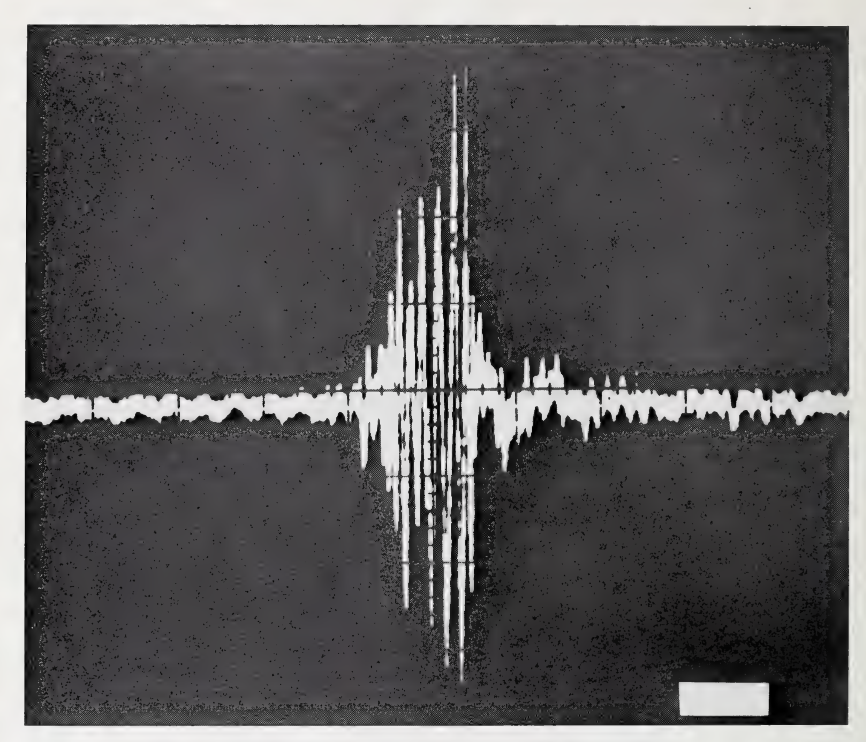


Abb. 8. Oszillogramm eines Zirplautes; Balkenlänge = 6 ms

Ein zusätzlicher Drohlaut, der aber nur sehr selten zu hören war, trat vorwiegend zusammen mit dem Drohklopfen auf. Nach einem Kampf mit ♂ J äußerte ♂ R öfters ein tonloses Fauchen. Es war ebenfalls zu hören, wenn er ♀ S vertreiben wollte, während er am Futtertrog stand. Dabei drehte er sich schnell um, klopfte mit dem Flügel auf den Boden und stieß 3 bis 4 dieser fauchenden Laute aus. Diese sind geräuschhaft, die Frequenzen reichen bis 10 kHz, ihre Länge liegt zwischen 43 und 100 ms.

Kontaktlaut

Die Kontaktlaute werden sehr häufig beim Putzen und Begrüßen geäußert. Dieser einzige eindeutig nicht aggressive Laut besitzt nur eine sehr geringe Intensität. Die Lautlänge reicht von 20,3 bis 160 ms ($\bar{x} \pm s = 84{,}7 \pm 49{,}5$ ms). Auch hier hängen die Lautlänge und die Pausen zwischen den Lauten von dem Erregungsgrad der Tiere ab. Die Kontaklaute sind tonhaft ohne Obertöne, die Frequenzen reichen von 5,5 bis 14 kHz. Sie sind sehr mannigfaltig moduliert. Die Modulationsbreite kann bis zu 5,5 kHz umfassen. Modulierte Abschnitte können mit frequenzkonstanten abwechseln.

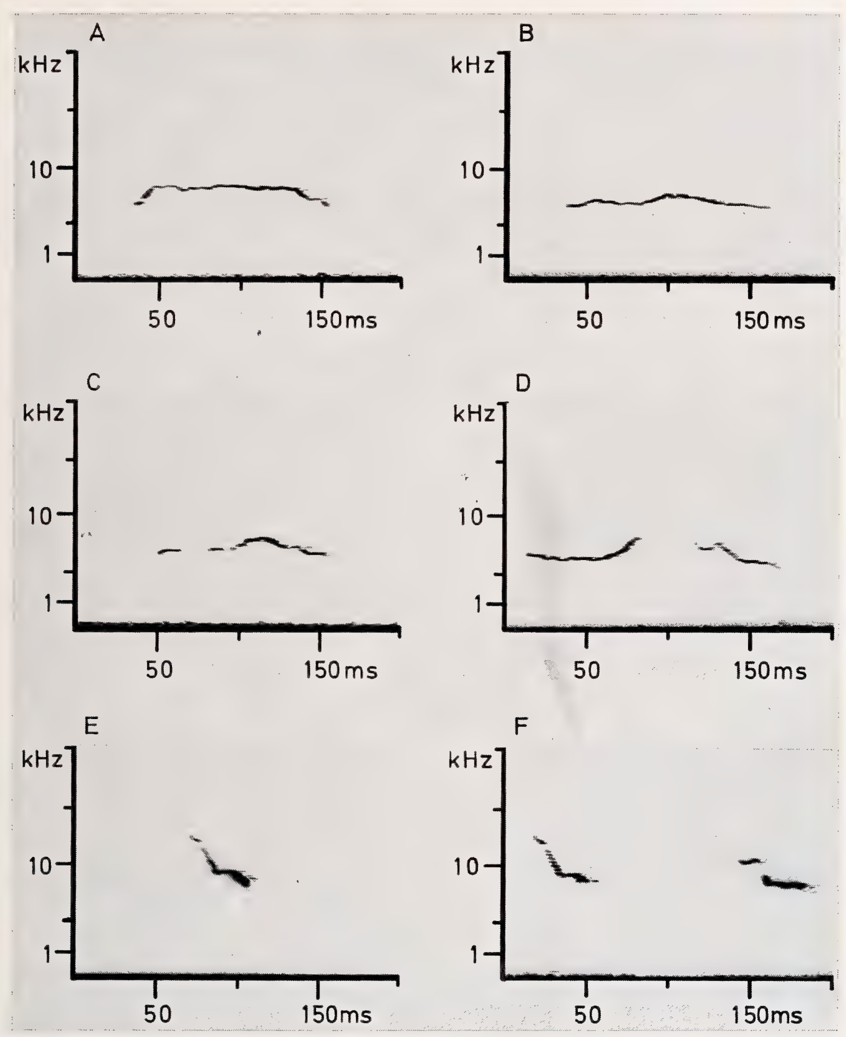


Abb. 9. Sonagramme verschiedener Kontaktlaute. Bei D und F jeweils 2 Laute kurz hintereinander (es ist nicht zu klären, ob sie von einem oder von zwei Tieren ausgestoßen werden). Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Die Laute können sowohl mit höheren als auch mit tieferen Frequenzen enden, als sie begonnen haben (Abb. 9).

Knätschlaut

Dieser Laut ist im Gegensatz zu den 5 zuvor beschriebenen Lauten keiner bestimmten Situation zuzuordnen. Er wird beim Putzen, beim Orten eines unbekannten Objektes und beim Angriff auf eine Fliege geäußert.

Die Knätschlaute haben eine durchschnittliche Lautlänge von 176,4 ± 94,5 ms. Die Lautlängen schwankten bei den 22 ausgewerteten Lauten zwischen 402 und 54 ms. Die Knätscher sind vorwiegend geräuschhaft. Es können aber klanghafte Anteile vorhanden sein (Abb. 10, D). Die Frequenzen reichen von 1 bis 12 kHz (Abb. 10).

Vorkommen und Aggressionsgrad der verschiedenen Lauttypen

Lauttyp	Aggressionsgrad	Vorkommen
Angriffsschrei	stark aggressiv	Kommentkampf
Streitlaut	aggressiv	Breitseitschieben
Drohlaut	aggressiv	Drohgesten, vor Kommentkampf und Breitseitschieben
Fauchen	schwach aggressiv	Drohklopfen
Kontaktlaut	nicht aggressiv	Putzen, Begrüßen
Knätschlaut	?	auf keine bestimmte Situation bezogen

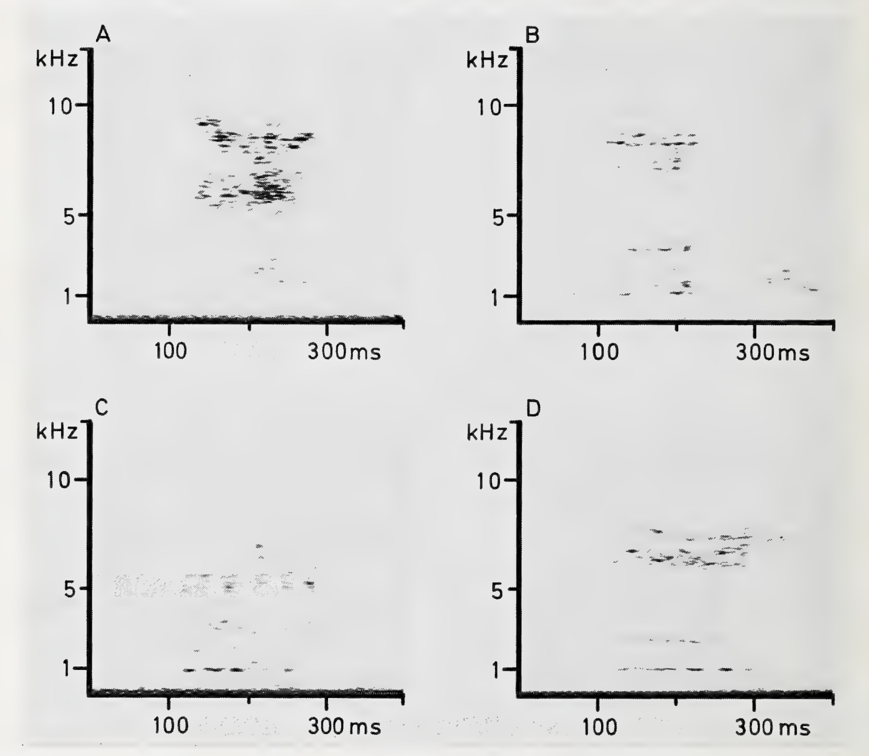


Abb. 10. Sonagramme verschiedener Knätschlaute. Ordinate = Frequenz; Abszisse = Zeit

Diskussion

Intraspezifisches Kampfverhalten — ritualisiertes Kämpfen und nicht ritualisiertes Kämpfen — scheinen bei den Fledermäusen sehr häufig aufzutreten. So beobachteten Wickler und Uhrig (1969) bei *Lavia frons* Auseinandersetzungen mit Reviernachbarn. *Saccopteryx leptura* (Bradbury und Emmons 1974) verjagt Artgenossen — auch Individuen der eigenen Gruppe — aus seinem Jagdgebiet. Andere Fledermausarten (Dwyer 1970; Brosset 1976: Vespertilionidae; Fenton und Kunz 1977: Phyllostomatidae) verteidigen Territorium und Harem gegen Eindringlinge und Rivalen. Einige Arten streiten um die besten Ruheplätze (Kulzer 1969: Molossidae; Kulzer 1958; Nelson 1965; Neuweiler 1969; Wickler und Seibt 1976: Pteropidae).

Die Gemeine Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)* besitzt eine komplizierte Sozialstruktur, worauf auch die Ausbildung von stark ritualisierten Kämpfen und spezifischen Beschwichtigungsgesten hindeutet. Durch ein reichhaltiges Lautvokabular wird die Kommunikation innerhalb der sozialen Gruppe gewährleistet. Allein in dem eng begrenzten Funktionskreis „Nahrungsaufnahme" treten 4 klar zu unterscheidende Lautäußerungen auf, die alle aggressiven Handlungen zugeordnet sind.

Die Angriffsschreie und Streitlaute gehören zu zwei unterschiedlichen, aggressiven Verhaltensweisen. Die Angriffsschreie werden beim Kommentkampf ausgestoßen. Der Frequenzaufbau — mehrere Harmonische mit Grundfrequenz um 2 kHz — ist analog der Lautcharakteristik von aggressiven Lauten bei Ratten (Barnett und Stewart 1975; Begg 1975). Auch die Aggressionslaute von *Pteropus* (Nelson 1964) sind ähnlich aufgebaut; ihre Obertöne sind allerdings zahlreicher als bei den Schreien der Vampire. Ein ähnliches Frequenzspektrum wie die Angriffsschreie zeigen die Lautäußerungen der ♀♀ der Gattung *Saccopteryx*. Diese Laute haben neben einer Grundfrequenz bei 4 kHz bis zu 8 Obertöne, die bis 20 kHz reichen. Leider geht aus dem Bericht von Bradbury und Emmons (1974) nicht hervor, ob diese Laute bei den aggressiven Auseinandersetzungen der ♀♀, die sehr häufig stattfinden, geäußert werden.

Die auffälligen kurzen Lautvarianten sowohl bei den Angriffsschreien als auch bei den Streitlauten könnten möglicherweise ein Ausdruck höchster Erregung sein, in der die Laute nicht mehr ganz ausgeführt werden. Eine Abhängigkeit der Lautlänge von der Erregung bei intensiven Lautäußerungen erwähnen Begg (1975) und Sales (1972) bei Ratten. Nelson (1964) beschreibt bei den australischen Flughunden kurze und lange aggressive Rufe (short call — long call), wobei die kurzen Laute den heftigeren Auseinandersetzungen zugeordnet werden.

Eine den Drohlauten der Vampirfledermaus analoge Funktion haben die Protestlaute („irritition buzz") von *Antrozous* (Brown 1976), die „barks" von *Saccopteryx bilineata* (Bradbury und Emmons 1974) und der Alarm- oder Warnruf von *Pteropus* (Nelson 1964). Stimmlose Aggressionslaute wie Keuchen oder Zischen äußerten bei Auseinandersetzungen *Pteropus* (Neuweiler 1969) und *Epomophorus* (Wickler und Seibt 1976). Auch bei den Kämpfen der Ratten (Barnett und Stewart 1975; Begg 1975) werden solche Laute eingesetzt. Der eigentliche Drohlaut (Zirper) gleicht in Funktion und physikalischen Charakteristika den Zanklauten („squabble notes") von *Antrozous* (Brown 1976).

Eine auffallende Ähnlichkeit zeigt der Zirplaut mit den Verlassenheitslauten der Jungtiere von *Desmodus* (Schmidt 1972). Beide Lauttypen sind relativ intensiv. Sie treten sowohl als Einzellaute als auch in Serien auf (Verlassenheitslaut 2 bis 5 Laute pro Serie; Zirper 2 bis 4 Laute pro Serie). Die untere Frequenz liegt bei beiden um 10 kHz, der Frequenzumfang reicht über 20 kHz hinaus. Drohlaut und Verlassenheitslaut sind stark abfallend frequenzmoduliert. Auch die Dauer der Zirplaute (13 ms) stimmen in etwa mit den Lautlängen der beiden Anteile des Verlassenheitslautes (erster Anteil: 10 bis 30 ms, zweiter Anteil: 7 bis 18 ms) überein. Die Pausen zwischen den Lauten betragen bei den Verlassenheitslauten 20 bis 30 ms, beim Zirplaut ca. 40 ms. Diese Übereinstimmungen scheinen darauf hinzudeuten, daß der Zirplaut sich aus dem Verlassenheitslaut entwickelt hat.

Der einzige eindeutig nicht aggressive Laut, der bei diesen Untersuchungen auftrat, war der Kontaktlaut. Er scheint mit dem Kontaktlaut, den das Muttertier bei Körperkontakt mit dem Jungtier äußert, identisch zu sein (Schmidt 1972). Der Kontaktlaut des Muttertieres ist sehr variabel (Lautlänge 50 bis 200 ms; Frequenzumfang: 6 bis 12 kHz). Gould (1977) beschreibt bei *Desmodus* Laute (warbles) von 56 ms Dauer, die im Ultraschallbereich liegen (56 bis 78 kHz). Sie werden bei Körperkontakt zwischen Mutter und Kind von dem Alttier geäußert. Die Anlage von Gould war nur zur Registrierung von Ultraschallanteilen konzipiert, während unsere Unter-

suchungen nur den Frequenzbereich unter 25 kHz berücksichtigen. Bei den Kontaktlauten der Muttertiere wurden stets Obertöne gefunden, die bei den Kontaktlauten zwischen Adulttieren nicht auftraten.

Der Knätschlaut unterscheidet sich im physikalischen Aufbau von den anderen Lauten. Es finden sich fast ausschließlich geräuschhafte Komponenten. Er wird ähnlich dem „irritation buzz" bei *Antrozous* bei intra- und interspezifischen Aktionen geäußert. Ein von einer 41 Tage alten Vampirfledermaus (GOULD 1977) geäußerter Laut (buzz) sowie der Erkennungslaut der Jungtiere weisen den gleichen physikalischen Aufbau auf (SCHMIDT 1972).

Vergleiche von *Desmodus*lauten (GOULD 1977) mit Lauten anderer Fledermausarten, ergaben eine größere Variabilität der Laute der Vampirfledermaus innerhalb der Individuen. Die physikalische Charakteristik der Aggressionslaute (Angriffsschrei und Streitlaut) deuten ebenfalls auf eine individuelle Charakterisierung und einen vielfältigen Informationsgehalt der Soziallaute hin. Eine Analyse der Rufe von Schimpansen (MARLER und HOBBETT 1975) ergab, daß die Anzahl der Harmonischen, die Frequenzmodulation, die Gesamtintensität und die Intensitätsverteilung auf die Obertöne — Parameter, die auch bei den Lauten von *Desmodus* stark variieren — zur individuellen Charakterisierung eines Lautes dienen.

Individuelles Erkennen ist bei den Chiropteren weit verbreitet. Besonders bei der Mutter-Kind-Beziehung konnte dies mehrfach nachgewiesen werden (NELSON 1965: Pteropidae; PEARSON et al. 1952; DAVIS et al. 1968; GOULD 1971; KUNZ 1973: Vespertilionidae; KULZER 1962: Molossidae; SCHMIDT 1972: *Desmodus;* BROWN 1976: *Antrozous).* Bei diesem individuellen Erkennen spielt neben der geruchlichen Nahorientierung (NELSON 1965) auch besonders die akustische Fernorientierung (KULZER 1962; NELSON 1964) beim Auffinden der Jungtiere eine wichtige Rolle.

Bei den Vampirfledermäusen müssen sich auch die adulten Tiere persönlich kennen, worauf der lange Zusammenhalt von Einzelindividuen im Freiland hindeutet (SCHMIDT et al. 1978). In unseren Experimenten zeigte sich, daß sich schon nach dem ersten Zusammentreffen eine Rangordnung eingestellt hatte. Schon am zweiten Versuchstag lag die Anzahl der aggressiven Handlungen auf dem Niveau einander bekannter Tiere. Es ist wahrscheinlich, daß die sozialen Laute beim individuellen Erkennen eine ausschlaggebende Rolle spielen. Dadurch wäre am Beutetier eine schnelle Klärung der Rangfolge möglich und Kämpfe, welche die Vampirfledermäuse im Freien gefährden könnten, würden vermieden.

Zusammenfassung

In Konfrontationsexperimenten am Futterplatz wurde das Verhalten der Gemeinen Vampirfledermaus *(Desmodus rotundus)* beobachtet und dabei auftretende Laute registriert und analysiert. Es fanden sich 6 unterschiedliche Lauttypen:

1. Angriffsschrei: Er tritt nur während der Kommentkämpfe auf. Sein Frequenzaufbau ist sehr variabel (Grundfrequenz um 2 kHz, zahlreiche, stark frequenzmodulierte Obertöne bis 20 kHz; Lautlänge 82 ± 32,7 ms).
2. Streitlaut: Der Streitlaut wird beim Breitseitschieben ausgestoßen. Er besitzt eine Grundfrequenz um 2 kHz, mit Obertönen bis 10 kHz und ist meist abfallend frequenzmoduliert. Die Lautlänge beträgt 165,8 ± 91,5 ms.
3. Drohlaut: Der Zirplaut wird bei Drohgesten geäußert. Er tritt als Einzellaut und in Serien auf (Lautlänge: 13,4 ± 4 ms). Sein Frequenzumfang reicht von 10 bis über 20 kHz. Dieser Laut ist stark abfallend frequenzmoduliert.
4. Fauchen: Auch das Fauchen wird als Drohlaut gedeutet. Dieser geräuschhafte Laut enthält Frequenzen bis 10 kHz (Lautlänge: 43 bis 100 ms).
5. Kontaktlaut: Dieser einzige eindeutig nicht aggressive Laut wird bei der sozialen Körperpflege und beim Begrüßen geäußert. Der Kontaktlaut ist tonhaft, ohne Obertöne und variabel frequenzmoduliert (5,5 bis 14 kHz; Lautlänge: 84,7 ± 49,5 ms).
6. Knätschlaut: Dieser geräuschhafte Laut (1 bis 12 kHz) ist keiner bestimmten Situation zuzuordnen (Lautlänge: 176,4 ± 94,5 ms).

Literatur

Barnett, S. A.; Stewart, A. P. (1975): Audible Signals during Intolerant Behaviour of *Rattus fuscipes.* Austr. J. Zool. **23,** 103—112.

Begg, R. J. (1975): The Agonistic Vocalizations of *Rattus villosissimus.* Austr. J. Zool. **23,** 597—614.

Bradbury, J. W. (1977): Lek Mating Behaviour in the Hammer-Headed Bat. Z. Tierpsychol. **45,** 225—255.

Bradbury, J. W.; Emmons, H. (1974): Social Organisation of some Trinidad Bats. I. Emballonuridae. Z. Tierpsychol. **36,** 137—183.

Brosset, A. (1976): Social Organisation in the African Bat, *Myotis boccagei.* Z. Tierpsychol. **42,** 50—56.

Brown, P. E. (1976): Vocal Communication in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus.* Z. Tierpsychol. **41,** 34—54.

Davis, W. H.; Barbour, R. W.; Hassel, M. D. (1968): Colony behavior of *Eptesicus fuscus.* J. Mamm. **49,** 44—50.

Dwyer, P. D. (1970): Social Organisation in the Bat, *Myotis adversus.* Science **168,** 1006 to 1008.

Fenton, M. B.; Kunz, T. H. (1977): Movements and Behaviour. In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Ed. by R. J. Baker; J. K. Jones, Jr; D. C. Carter. Lubbock, Texas: Texas Tech Press. Part II, Nr. 13, 351—364.

Greenhall, A. M.; Schmidt, U.; Lopez-Forment, W. (1971): Attacking Behavior of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus,* under Field Conditions in Mexico. Biotropica **3,** 136 to 141.

Gould, E. (1971): Studies of Maternal-Infant Communication and Development of Vocalization in the Bats, *Myotis* and *Eptesicus.* Comm. in Behav. Biol. **5,** 263—313.

— (1977): Echolocation and Communication. In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Ed. by R. J. Baker; J. K. Jones, Jr; D. C. Carter. Lubbock, Texas: Texas Tech Press. Part II, No. 13, 247—279.

Gould, E; Woolf, N. K.; Turner, D. C. (1973): Double-Note Communication Calls in Bats: Occurence in Three Families. J. Mamm. **54,** 998—1001.

Kulzer, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattungen *Rousettus* Gray. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **47,** 374—402.

— (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida* (Mops) *condylura* (A. Smith, 1833) Molossidae. Säugetierkdl. Mitt. **10,** 116—124.

Kunz, T. H. (1973): Populations studies of the cave bat *(Myotis velifer):* Reproduction, growth and development. Occ. paper, Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas **15,** 1—43.

Marler, P.; Hobbett, L. (1975): Individuality in a Long-Range Vocalization of Wild Chimpanzees. Z. Tierpsychol. **38,** 97—109.

Nelson, J. E. (1964): Vocal Communication in Australian Flying Foxes (Pteropodidae; Megachiroptera). Z. Tierpsychol. **21,** 857—870.

— (1965): Behaviour of Australian Pteropodidae (Megachiroptera). Anim. Behav. **13,** 544 to 556.

Neuweiler, G. (1969): Verhaltensbeobachtungen an einer indischen Flughundkolonie (*Pteropus g. giganteus,* Brünn). Z. Tierpsychol. **26,** 166—199.

Pearson, O. P.; Koford, M. R.; Pearson, A. K. (1952): Reproduction of the lump-nosed bat *(Corynorhinus rafinesquii)* in California. J. Mamm. **33,** 273—320.

Sales, G. D. (1972): Ultrasound and Aggressive Behaviour in Rats and Other Small Mammals. Anim. Behav. **20,** 88—100.

Schmidt, U. (1972): Die sozialen Laute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)* und ihrer Mütter. Bonn. zool. Beitr. **23,** 310—316.

Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus).* Z. Säugetierkunde **38,** 14—33.

Schmidt, U.; Flierdt, K. van de (1973): Innerartliche Aggression bei Vampirfledermäusen *(Desmodus rotundus)* am Futterplatz. Z. Tierpsychol. **32,** 139—146.

Schmidt, U.; Schmidt, Ch.; Lopez-Forment, W.; Crespo, R. F. (1978): Rückfunde beringter Vampirfledermäuse *Desmodus rotundus* in Mexiko, Z. Säugetierkunde **43,** 65—70.

Wickler, W.; Uhrig, D. (1969): Verhalten und ökologische Nische der Gelbflügelfledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera; Megadermatidae). Z. Tierpsychol. **26,** 726—736.

Wickler, W.; Seibt, U. (1976): Field Studies on the African Fruit Bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall) with Special Reference to Male Calling. Z. Tierpsychol. **40,** 345—376.

Anschrift der Verfasser: Hilde Sailler und Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn.

On the biology of *Xerus inauris* (Zimmermann, 1780) (Rodentia, Sciuridae)

By BARBARA HERZIG-STRASCHIL

Mammal Research Institute, University of Pretoria, South Africa

Receipt of Ms. 18. 4. 1978

Abstract

Studied the biology of *Xerus inauris* (Rodentia, Sciuridae) in the western Transvaal (South Africa). Details are given on size and structure of colonies and burrows. Breeding season is described and details on number, growth, and development of young are given. Further toilet behaviour, food and feeding habits, activity, relationship to other species, some aspects of social behaviour, home range, and flight distance are described.

Introduction

Numerous papers exist on the biology, ecology, and ethology of ground squirrels in different parts of the world (CALINESCU 1934; VOLČANEZKIJ and FURSSAJEV 1934; HEPTNER 1954; GRULICH 1960; BALPH and STOKES 1963; CLARK and DENNISTON 1970; STEINER 1970 a, b, 1973, 1974; YEATON 1972; DRABEK 1973; WISTRAND 1974; HERZIG-STRASCHIL 1976; to give just a few examples). However, on African species, apart from faunistic and biogeographical reports, only a few details of the biology and ethology of *Atlantoxerus getulus, Xerus erythropus* and *Xerus rutilus* have been published (SAINT GIRONS 1953; EWER 1965, 1966; PODUSCHKA 1971, 1974; O'SHEA 1976). On *Xerus inauris,* SCLATER (1901), SHORTRIDGE (1934) and ROBERTS (1951) have given outlines of the biology and distribution of the species, and there are distribution maps for the whole of southern Africa (DAVIS 1974), as well as for the Orange Free State (LYNCH 1975) and Botswana (SMITHERS 1971). The latter author also gives a short, informative report on life habits and reproduction of the species in Botswana, while a few other papers provide informations on aspects of its biology or behaviour (SNYMAN 1940; BOWLING 1958, 1959; ZUMPT 1968, 1970; DE GRAFF 1973; STRASCHIL 1974, 1975; MARSH et al., in press). The aim of this study is to provide new information on the biology and behaviour of *Xerus inauris.*

Material and methods

Xerus inauris is a conspicuous, common rodent of the arid parts of southern Africa, due to its strictly diurnal and social life habits and its large size (head and body length $\bar{x}$ = 250 mm, tail $\bar{x}$ = 207 mm; material from Western Transvaal; Fig. 1). The present study was carried out from March 1973 to April 1974 and in July and August 1974.

Present data are from the main study area, the S. A. Lombard Nature Reserve (18 km north west of Bloemhof, 25°35' E, 27°35' S; 1219 m above sea level). The general veld type there is a dry Cymopogon-Themeda veld (ACOCKS 1953; VAN ZYL 1965). The mean annual precipitation is 460,4 mm (241,8—740,4 mm; 1951—1973) and rain falls mainly during the summer month. The mean annual temperature is 17,6° C (summer maximum 40° C, winter minimum —8,7° C; 1971—1973) and night temperatures fall regularly below

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0262 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 262—278

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7



Fig. 1. Xerus inauris

zero during June and July. In 1974 the winter minimum reached —11,1° C. Seventy two individuals were shot, body and mass measurements taken, reproductive condition examined, and reproductive tracts and stomach contents preserved. Skulls and skins were prepared for later examination.

In two different colonies in the reserve 43 individuals were live trapped, sexed, measured, and marked (toe clipped for permanent marking and certain parts of the fur dyed black with Nyanzol D for visual individual identification), and released. Thirteen individuals were recaptured once and five others two to five times to renew the fur dye. Food plants eaten by *Xerus inauris* were collected and deposited in a herbarium for later identification and two burrow systems were excavated and mapped. Observations were mainly made from a hide using 7×42 binoculars and a 20×80 telescope seated about 2 m above the ground, while on some occasions bushes or a car were also used as a hide. The use of the term colony is here following the definition by Wilson (1975). In this paper a colony is a community of ground squirrels inhabiting one burrow system or a concentration of adjacent burrow systems; colonies are clearly separated from each other by areas (several times bigger than those covered with tunnel openings) without any burrow system and members of different colonies have no regular contact with each other. Animals living together in one burrow are called a social group.

Results and discussion

Size of colonies and structure of burrows

Xerus inauris inhabits open grassland plains, occuring in colonies amongst patches of short grass in areas with generally tall grass, overgrazed areas, edges of dry pans or riverbeds, or seldom used sandy roads. Trees or bushes may be scattered around that area.

Such a colony may consist of one to three social groups (see "social organization") each of them counting from two to more than ten individuals. Each social group inhabits its own burrow system which can be easily detected by a number of characteristic openings in the ground (from two to more than 100, $\bar{x} = 32$, $N = 15$) with signs of fresh scratches on the earth mounds when they are in use. The areal

covered by burrow openings of a colony was found to be from six square meters (one burrow system) to more than 2000 m² (three burrow systems). Burrows are used for many years, and as the inhabitants frequently reconstruct old tunnels and dig new ones, the warren becomes more and more complicated, but in such cases only part of the burrow system and a few entrance/exit holes are in regular use. Figure 2 gives an example of a relatively simple burrow. In two observed cases, additional new tunnels started off on the ground surface with a small hole and a tiny heap in front, within a few days had joined the adjacent original tunnel system while the earth heap in front of the new hole was formed to a characteristic low crater shaped mound which is, however not visible at all openings.

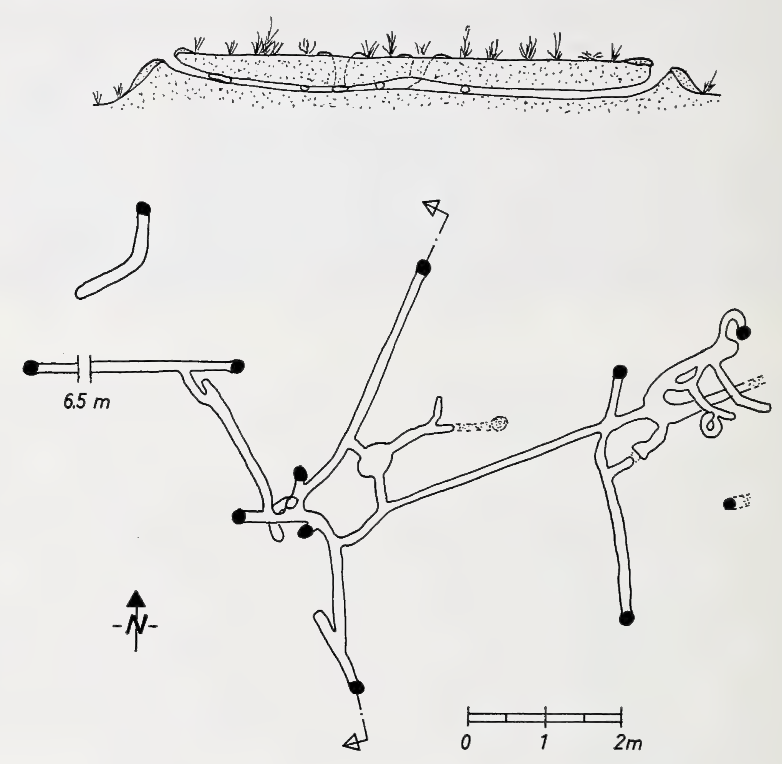


Fig. 2. Burrow of *Xerus inauris.* Dotted areas = tunnel plugged with earth; ● = opening to surface; → = indicating position of cross-section

Tunnel cross-sections are usually oblique-oval, the average width being 14 cm (range 5—25 cm) and the average height 11 cm (range 5—20 cm). Tunnels were found to reach a depth of about 70 cm, which is similar to that mentioned by SNYMAN (1940), while ZUMPT (1970) found tunnel systems up to a depth of 1,5 m. *Xerus inauris* dig by alternate movements of the forepaws to loosen the soil, while obstacles like roots are removed with the incisors. Loose soil is then removed from the tunnel by pushing it backwards under the rump and between the hindlegs, using both forepaws simultaneously, and occasionaly one hindleg might push some loose soil further backwards or sidewards, but the snout is seldom used for pushing earth away. The earth piling up in front of the hole is intermittantly distributed to the sides with both forepaws simultaneously as described above to form low crater shaped mounds.

In the excavated burrows only small concentrations of old grass were detected but in captivity two females (one with young) constructed a tidy bowl-like nest of grass stems cut into pieces about two to three centimeters long. Sometimes they were found asleep in these nests, rolled up with their tails covering their heads. SNYMAN (1940, p. 49) describes some burrow systems of *Xerus inauris* where he found nests "lined with soft grass" or "where bedding in the chambers consists of fresh straw". In the field adult and subadult females and subadult males were observed gathering grass and carrying from one to ten bundles down the burrow. This is most probably used for lining the nest but it could also serve as food on rainy days.

Social organization and social behaviour

A stable social group inhabiting one burrow system consists of one to four females and their offspring. There also appear to be small instable social groups of for example two adult males, one adult female and one subadult male which may be the female's offspring. Examples of group compositions are given in Table 1. Adult males do not stay continuously with any social group but pass through a colony

Table 1

Social groups at different colonies

Group	month	ad. ♀♀	ad. ♂♂	subad.	juv.	total
Hide IX	5. 1973	2	1	—	—	3
	7. 1973	2	—	—	2	4
	3. 1974	2	1	2	—	5
	8. 1974	2	(1)	—	2	4
Hide B/C	3. 1973	4	1 (1)	8	—	13
	4. 1973	4	1	7	—	12
	5. 1973	4	(1)	6	—	10
	7. 1973	4	—	2?	4	10?
	8. 1973	4	(1)	2?	5?	11?
	9. 1973	4	(1)	4	6	14
	11. 1973	4	—	—	7	11
	2. 1974	3	—	6	—	9
	3. 1974	2	—	5	—	7
	8. 1974	2[1]	(1)	5	—	7
Hide E/F	9. 1973	3	—	—	5?	8?
	11. 1973	3	—	5?	—	8?
	2. 1974	3	—	7	—	10
	8. 1974	3[1]	(2)	7	—	10
Col. 15	12. 1973	1	—	2	—	3
	7. 1974	1	—	2	—	3
	8. 1974	1	—	2	2	5
Col. 38	8. 1974	1	—	2	—	3
Col. 1aS	4. 1974	3	—	6	—	9
Col. 5	4. 1973	1	2?	1	—	4?

[1] possibly gravid; ( ) visiting the colony only; juv. = young up to an age of about 8 weeks; field identification: small size, fur appears more „fluffy" than in older ones; subad. = sexually immature, older than about 8 weeks; field identification: ♀♀ minute mammae, ♂♂ no well visible testes; ad. = sexually mature; field identification: ♀♀ clearly visible mammae, ♂♂ large scrotal testes.

frequently. They tend to sniff at any individual of the group but are chased away by the adult females with small young. Only when the females of a group are ready to mate again is the male accepted and stays with the females and their young of the previous season in the burrow for some weeks. Such a male is then as frequently groomed as any other member of the group by females and subadults. A small territory around the tunnel openings regularly used by one social group is defended vigorously by the dominant female,while the other females do so less intensly. Females of one social group have synchronized parturition (within days). At this period most of the subadults (young of the previous year) are still around but start to disappear gradually from the colony. Any female of a group can approach any young without exciting any animosity in the mother, but they seem to maintain a closer contact with their own offspring than with those of the other females of the same group.

Agonistic behaviour is rarely shown among members of the same social group, but when it was observed was directed mainly at driving off competitors from a limited feeding place. It normally does not include severe fighting or a chase over longer distances, but more often just the approach of the dominant female, or her turning towards the other individual (sometimes with the mouth slightly opened) results in the retreat of the opponent.

Individuals of a neighbouring social group, which at times tend to investigate the burrow entrances of their neighbours, are usually chased away by a resident adult female. They are then often persued by this female right into their territory up to their burrow, and this sometimes results in a reverse chase where the former pursuer is driven off by the dominant female of the local group. Fights with body contact were mainly observed among adult males or adult and subadult males, but even such fights never resulted in severe wounds being inflicted on any of the individuals as described for other ground squirrel species (Steiner 1970 b, 1972).

Distinct play behaviour such as dashing around with abrupt changes in direction, chasing, play fights, and mounting, was only observed in juveniles and subadults of a social group and was mainly shown in the morning after appearing above ground, and in the evening before retiring to the burrow for the night.

Kissing was often observed in *Xerus inauris* when two individuals met but it was not always possible to determine whether it was a nasal contact or a mouth contact and sometimes it seemed that no real tactile contact was made at all. It is most likely that this is not only a greeting ceremony, but is also used for identification as has been described for many other sciurids (e. g. King 1955; Balph and Stokes 1963; Steiner 1970 a; Betts 1976).

Xerus inauris produces several different calls: Alarm call — a very high pitched vocalisation sounding almost like a whistle. It is usually given by an animal disturbed by movements or unusual objects in its surroundings, but seemingly less often when worried by a strange noise nearby. It is normally produced in a high lookout position or sometimes when squatting in the entrance of the burrow, ready to disappear into it. Sometimes it is also given during a short pause while running away from a person or car. Intensity seems to be variable according to seriousness of the danger (see also Zumpt 1970). The position of the tail also probably indicates the different intensity of the alarm. Usually this alarm call causes "looking around" by other individuals nearby, and sometimes all of them rush towards the burrow entrance. One individual running fast towards the home burrow then causes all others of the colony to do so. Sometimes one or two additional individuals join the whistling of the first one, but all members of the group — or colony — present at the time never give the alarm call togehter.

Scream — an unusually intense and loud vocalisation which is produced by an

animal unable to run away in its moment of greatest fear: the first time it was heared when an animal tried to escape through a small hole of a live trap and got stuck. Later on this scream could be "produced" when an individual awakening from a slight ether narcosis after marking was still held with one hand around the neck. The reaction of other individuals to this scream is as yet unknown.

Aggressive growl — a very deep growl heared during aggressive encounters between two individuals — especially when one is chased away by the other. It is most probably given by the aggressor.

Play call — a rather high tschip-tschip-tschip which can be heared when young ones rush around playfully.

Nest-chirping — a very soft mouk-mouk which was only heared from young in captivity at the age of about one week.

Protest squeak — a rather loud squeaking noise, repeatedly given by very small young when handled (by their mother or when hand reared). The oldest juvenile heared to protest in this way was about five weeks old and gave this squeak when it tried to get away from its mother which held it on the ground with the forepaws and groomed it.

Zumpt (1970) notes apart from the different intensities of the alarm call also a "talk" representing satisfaction, which is uttered by a squirrel after entering the colony or, in captivity, at feeding time. Such a call was however never heared during this study.

Breeding season, number, growth and development of young

Xerus inauris reproduces throughout the year, as shown by data on gravid and lactating females collected as well as by an estimation of month of birth of collected and live trapped young. Males caught throughout the year showed no distinct changes in size and mass of testes to indicate sexual inactivity at certain times. Data are not sufficient for quantification but observations indicate clear peaks in the appearance of young above ground in June and September/October, which would follow birth in about May and August/September. Smithers (1971) also found a year round breeding season in Botswana and it seems most likely that this is the case throughout the range of the species, although differences in the peak periods are possible. Zumpt (1970) estimates the breeding season of *Xerus inauris* in the Western Transvaal to be from July to November with a peak in September, the first young appearing above ground in August. However, his findings must be based on inadequate numbers of samples and observations.

Ten marked females produced no more than one litter per year each and regular controls of group composition and approximate age of young at different colonies brought the same result. The average number of pups per litter was 1.9 (range 1—3). For the litter counts only eight litters could be used as in several other cases it was impossible to decide how many of the young belonged to a particular female. The average number of embryos in ten females was 2,1 (range 1—3); whenever corpora lutea could be counted (seven cases) the number concurred with the number of embryos implanted indicating no foetal wastage. The sex ratio of juveniles was 1:1 ($N = 9$). Number of young and the observed range are quite in accordance with the findings of Smithers (1971) in Botswana ($\bar{x} = 2{,}2$ young/litter, $N = 27$, observed range 1—3) but do not agree with other published data e.g. two litters/year with three to six young (Haagner 1920; Asdell 1964).

In June 1973 two females caught at one burrow gave birth to two young each within about two days. The exact days of the births within a period of seven days were unknown; therefore when the young were found their approximate age of five

and seven days was calculated by comparing their stage of development with data on related species (Eibl-Eibesfeldt 1951; Ewer 1966), as data previously published on young *Xerus inauris* (Zumpt 1970), especially concerning the time of opening the eyes, are regarded as inaccurate. The two older ones were at an age of about seven days deserted by their mother but showed a remarkable resistance to cold; they were found lying cold and motionless in a corner of the cage and were judged dead as there was no sign of breathing and the skin was greyish. While being measured they suddenly took a deep breath and from this moment regular breathing was clearly visible and within a few minutes the skin turned pink. They were hand reared from now on but died after two days most probably because of overheating of the artificial nest. The second captive female successfully reared one young while the second one disappeared at an age of about seven days. Pooled data on these young born in captivity do however enable some data on their development to be presented. Results of observations on the development of the four and later on only one squirrel are given in Table 2a, b. A growth curve compiled from data from collected individuals is given in Fig. 3.

Table 2a

Growth and development of young

See text for explanation

Approx. age (days)	Observation
5	Two young scream when mother leaves the nest.
7	Whiskers on head. Very short hair on head and neck. Tail on sides slightly pigmented. Body curved in embryo-like way. Tend to crawl in circles when put on table, would fall down over edge of table. Sleep lying on side. Sucking movements with mouth and push with forepaws when sleeping. Sometimes utter slow mouk-mouk sound while in nest and squeak when handled.
9	Beige hair on head and shoulders $\leqq$ 1 mm, hairs on rest of body and the pigmented sides of tail start growing. Ear notches form a low curved ridge but slit still closed. Slit of eyes start to develop. Incisivi not yet protruding through a distinctive ridge on lower jaw. Turn around to stretch all four legs when touched. Claws on forepaws pigmented, those of hindpaws pigmented on the base only. (Death of hand reared young).
14	Completely covered with beige hair (1—2 mm).
25	Reaction to noise visible.
27	Slit of eyes well developed, still closed.
35	Eyes open. Longer hair on each side of tail.
39	Leaves nest for a short distance.
42	Out of hut with the nest. Grooming itself in the sun. Stands on hind-legs — unstable. Tail held straight upwards, not bent.
50	Feeding on lucerne, dry grass stems. Giving alarm call when disturbed.
56	„Hearth-rugging“[1]. Still has difficulty in handling a grass stem of about 10 cm length.
92	Rising to its toe when standing upright on hindlegs („high sit“, Ewer 1963).

[1] Lies flat on its belly, forepaws stretched foreward, hindlegs extendet backwards (Ewer 1963, Straschil 1975).

Table 2b

Growth and development of young. Measurements
See text for explanation

Approx. age (days)	Body mass (g)	Headbody (mm)	Tail (mm)	Hindfoot s. c. (mm)
7	23,5	—	—	—
7	21,5	—	—	—
71	350	188	153	58
80	415	203	174	59
91	435	210	175	59.5
98	445	210	182	60.5
108	475	220	182	61
122	490	221	186	61
153	570	242	186	61.5

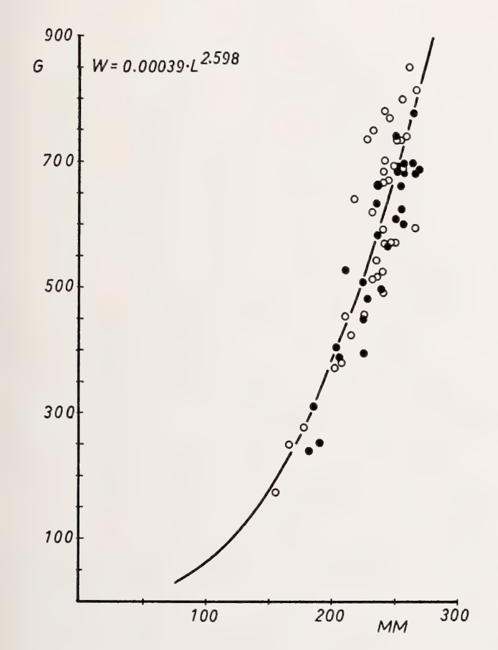


Fig. 3. Growth curve of *Xerus inauris.* W = body mass in g; L = head body length in mm, ○ = ♂; ● = ♀

The last young male survived in captivity until an age of five month by which time it showed no sign of sexual maturity. Moreover, observations on marked young in the field indicate that contrary to POWELL (1925) they do not reach sexual maturity earlier than one year — or slightly more than this. The smallest pregnant female ever caught weighed 568 g (HB 245 mm, T 198 mm, HF s. c. 60 mm) while the smallest sexually mature male (according to size of testes) weighed 596 g (HB 265 mm, T 231 mm, HF, s. c. 65 mm). At about this age subadults leave their maternal colony. One subadult male of about one year started frequently visiting the neighbouring social group to make contact with the subadults there which ignored him — while the adult females would chase him away. These were probably his first steps to adolescence.

Data on juvenile moult is scanty but it seems they have their first moult within the first five month of life. Like some *Citellus* species (HOWELL 1938; HANSEN 1954) adult *Xerus inauris* seem to have only one moult per year, between August/September and March/April. Due to a long moulting period the first changed hair can sometimes be shaggy by the time the moult is completed. As a result of burrowing the stiff hair on the head, the paws, and the back is worn first and as they like to sit on their haunches the fur on these parts also wears rapidly. With some individual variation moult proceeds generally dorsally from eyes and ears, ventrally from the throat and anus area, and the base of the tail, dorsally further backwards from the head over the neck, shoulders, and arms. Simultaneously it starts at some spots on the back, hindquarters and hindlegs, while ventrally the line moves down the rump towards the belly where the line meets the one comming up from the

hindlegs. In this later phase the tail hair is also eventually renewed, and the moult then terminates in some spots on the back and tail. Figure 4 illustrates moult pattern and individual variation of it in this species.

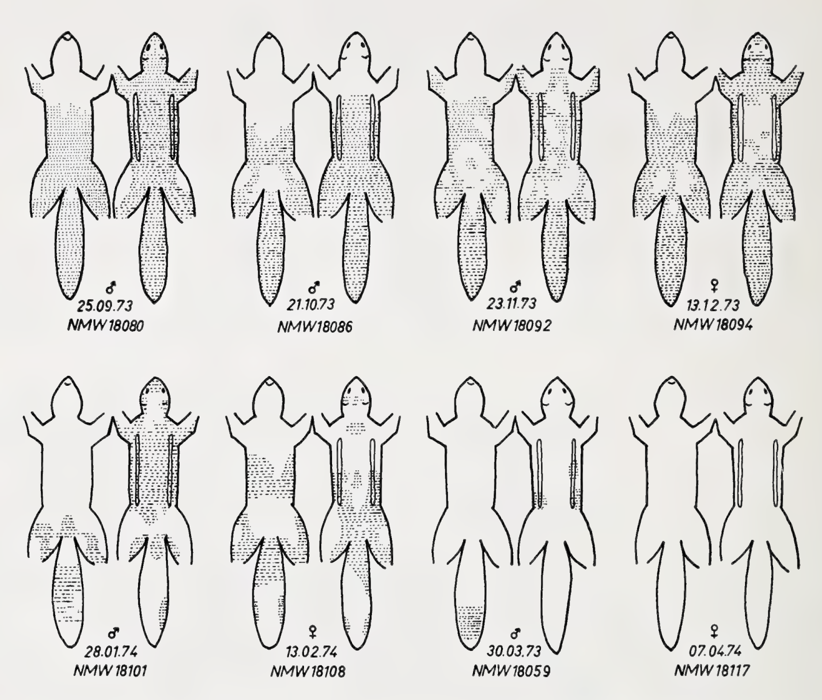


Fig. 4. Moult pattern in *Xerus inauris.* (Data of collection and number of individual in the collection of the Museum of Natural History, Vienna, indicated). Dotted = old hair; plaine = new hair; of different length at certain stages

Toilet behaviour, defecation, micturition

Toilet behaviour in *Xerus inauris* includes a strong social aspect: allo-grooming is carried out regularly and readily among members of one social group. It can either be induced by an animal which invites another to groom it by moving right under its mouth, or one animal chooses another one to groom, this sometimes being preceded by selfgrooming. This latter sequence can be repeated a few times. Allo-grooming is performed by all sex and age groups but females take special care of their smaller young. Allo-grooming is mainly directed towards the back and the throat, followed in frequency by the sides of the body and the head, while the shoulders, breast, fore- and hindlegs and the tail are less often nibbled. Besides allo-grooming, *Xerus inauris* self-grooms its bristle hair mainly in the morning after emergence from the burrow and in the evening before retiring to it. Figure 5 illustrates which parts of the body are taken care of by the hindpaws, forepaws and the mouth.

Frequently both forepaws are used to scratch the belly and the upper parts of the hindlegs; one forepaw also often supports the other when it is being nibbled with the incisors. Both forepaws help holding the hindleg or the tail for nibbling. In this case they sit on their haunches and the tail is either bent forewards on one side of the body or between the hindlegs towards the mouth. The tail is then nibbled

along its whole length. Scratching with the hindpaws and combing with the forepaws as well as nibbling of the tail is done quite often, while face cleaning was observed on fewer occasions. Defecation is not associated with any special behaviour in *Xerus inauris,* and animals drop their faeces at random while walking about. Micturition on the contrary was observed several times in the vicinity of the tunnel openings and its probable marking function has been discussed elsewhere (Straschil 1975).

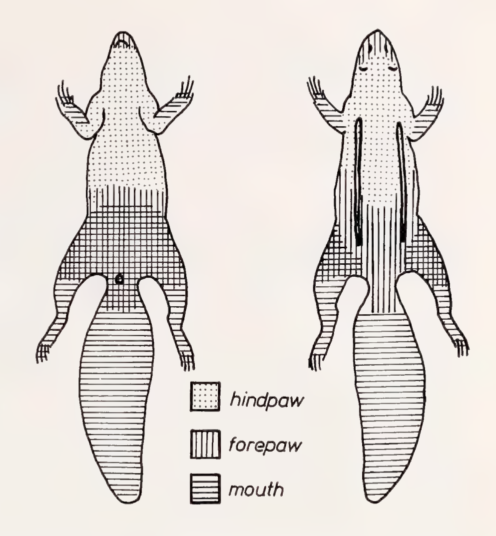


Fig. 5. Self-grooming in *Xerus inauris* — illustrating which parts are taken care of by the hindpaw, the forepaw and the mouth

Locomotion and postures

Xerus inauris walk when covering short distances only, over long distances they run in a slowly relaxed way but in an alert mood and when pursued, they run fast, streched low on the ground, towards their burrow. They never seem to climb and only seldom sit on a stone or fallen tree in the colony. Only once an individual walked along on to top of the stem of a fallen tree, about 50 cm above ground.

Xerus inauris tend to be vigilant in almost any situation when above ground. Occasionally they can be found lying flat and relaxed on the ground — and even then they might at least lift their heads from time to time to look around. Most frequently they squat on their haunches while sunning themselves, feeding, self-grooming, etc. Apart from this general vigilance, any strange noise, alarm call of birds, and movements up to 60—80 m away cause a change from the squatting position into a lookout posture which allows a better view over the area. Individuals then stand upright on their hindlegs, the forepaws usually rest on the chest or might still hold some food. The height of this lookout posture can be regulated from almost squatting on the haunches with varied extension of the hindlegs and the soles plantigrade on the ground, until the hindlegs are fully extended and they are standing on the toes ("high sit", Ewer 1963). This latter position was never observed in *Xerus erythropus* by Ewer (1966) who suggested that *Xerus* may be unable to do so.

All mentioned postures are also used to reach food items on higher plants. In all described situations the tail might be flat on the ground or bent over the back, or might even be waved up and down. At present it is difficult to interprete most of these tail positions, and therefore some suggestions will be given without any evalution:

Erection of the tail hairs to form a "bottlebrush" is certainly a sign of greatest fear or excitement. An animal caught in a live trap for instance will exhibit such a "bottlebrush" when approached. Tail hair is also spread but not to such an extent when an animal visits the territory of another social group, or when an animal is pursuing such an intruder.

The tail is often bent over the back while feeding, looking around, and sometimes while sun- and sand-bathing. In one case this was interpreted as a slightly alert mood in *Xerus erythropus* (Ewer 1966). Although this seems to be the case in certain situations there are indications that it might also be carried this way as

protection against sun (SMITHERS 1971; MARSH et al., in press; HERZIG-STRASCHIL, in press) and rain. The waving up and down of the tail normally coincides with the alarm call, and could enhance this call with a visual sign for other members of the colony, or it could in addition indicate a certain stage of alertness, or the intention to run off any minute.

Flight distance

When *Xerus inauris* is disturbed by noise or movements it runs towards its home burrow and particular burrow openings and rarely seeks shelter in another hole, even in the same burrow system. It seems to see quite well and will spot a cause of disturbance in a distance of up to 40—60 m (or more) while feeding — it then will flee to the colony where the squirrel feels safe enough to sit in the entrance of the burrow — sometimes feeding while watching the cause of its flight, and sometimes giving the alarm call till the intruder approaches as close as 7—15 m before disappearing into the burrow. This distance can get even shorter in places where the animals get used to people, engines, or dogs passing near by or with very young individuals.

Several times an individual also just hid behind a grass tuft or busch or even lay flat in a depression of the ground when disturbed. These animals were probably not worried enough to run towards the burrow, but just waited until the reason for the disturbance passed by.

Home range

While feeding *Xerus inauris* moves some distance out of the colony and often disappears out of the observer's sight. However it was possible to spot some marked individuals for some distance out of the colony, as well as to follow some ones back to their home burrow. From these sight records (for most individuals more than ten within two weeks) home ranges were calculated according to the exclusive boundary method (STICKEL 1945). As the number of observations per age and sex group is not large, these give just a rough idea of home ranges in this species (Table 3).

Table 3

Home range

Sex/age	No. of indiv.	Month	Home range m^2		$\bar{x}$
			Min.	Max.	
♂♂ ad.	2	9. 1973	1 689	5 000	3 345
♂♂ subad.	3	5., 8. 1973	750	1 050	900
♀♀ ad.	8	5., 7., 9. 1973; 2., 3., 10. 1974	868	3 327	1 654
♀♀ subad.	3	5. 1973; 3. 1974	1 500	1 900	1 683

Diet and feeding habits

Xerus inauris feeds mainly on vegetable matter but sometimes also on insects. Among the observed food plants the grasses *Cynodon dactylon* and *Enneapogon brachystachyus* were the most important. The main food items in general were the base of grass stems of the following species: *Cynodon dactylon, Enneapogon brachystachyus, Stipagrostis obtusa, Aristida obtusa* and *Boscia foetida.*

Seeds (green or dry) and sometimes the seeds plus the surrounding parts were taken from: *Leucas* sp., *Sophora* sp., *Tribulus terrestris, Urochloa panicoides.*

Juicy green stems and base of leaves were eaten from: *Leucas* sp., *Cynodon dactylon, Urochloa panicoides* and *Chloris gayana africana.*

Further they seem to feed on the roots of *Galenia* sp. Other foodplants of *Xerus inauris* are *Babiana hypogaea, Eriospermum* sp., *Ruschia regens, Mariscus indecorus, Brachystelna circimatum* and *Dipcadi crispum* (M. E. Keith, pers. comm.).

Among agricultural plants maize seemed to be the most important for *Xerus inauris.* The dry maize grains proved to be the best bait throughout the year and animals fed on the provided maize almost exclusively as long as it was available but would eat only the germ-part out of each grain.

Stomach contents of collected animals were investigated in the laboratory and all 64 contained plant material while only 26 contained invertebrate remains in addition. Remains of termites, beetles, locusts and caterpillars could be identified but only in one case did termites fill more than half of the stomach, while in all other cases plant material predominated. No vertebrate remains were found at all. The volume of the stomach contents varied between less than 1 ml and 60 ml ($\bar{x}$ = 22 ml). Zumpt (1968) investigated 175 stomachs of *Xerus inauris* and obtained similar results concerning plant material and invertebrates but found remains of *Xerus inauris* in two cases. Marsh et al. (in press) describe a clear saisonality in the diet of the species in the north of South West Africa.

Xerus inauris shows the typical squirrel-like feeding manner. Any possible food is sniffed at and the forepaws play an important role in reaching and handling the food. Tall plants are bent towards the mouth with the forepaws and they also loosen the earth around the grass tuft with the forefeet before picking it up. Any food is picked up with the mouth and then perhaps handled with one or usually both forepaws while the animal takes one bite after the other and drops the rest, such as the harder parts of the maize grain, grass stems, etc. Generally these animals feed squatting on their haunches but they might feed in several other positions too, standing in a lookout posture or even lying stretched out on the ground.

No food hoarding was observed in *Xerus inauris* (the gathered grass is regarded as nesting material). On a few occasions however a behaviour pattern was observed which might be incomplete food burying. Two females (subadult and adult) each carried a piece of maize cob in the mouth and ran around in the colony; here and there making some digging movements as though searching for a place to burry the cob, but eventually they simply put the cob down and lost interest in it; a third female took three to four maize grains in its mouth (normally one after the other is eaten) walked about in the colony and eventually put all the grains down and started feeding on them. These observations resemble very much those of Ewer (1965) on *Xerus erythropus* where the complete sequence of food burying is to carry several maize grains in the mouth — search for the right place to dig — dig — put in and ram down — cover and tramp — sometimes camouflage. The young *Xerus erythropus* showed this behaviour incompletely only at the beginning and the ontogeny of it followed the described way. Ewer (1965) regards it as a possible inheritance from an arboreal or semi-arboreal ancestral stage and a similar pattern can still be found in real arboreal species as *Sciurus vulgaris* (Eibl-Eibesfeldt 1963).

Activity

Xerus inauris is strictly diurnal. The daily activity above ground starts in winter between about half an hour and one and a half hour and in summer between about one to two hours after sunrise and ends just around sunset (Fig. 6). Thus the

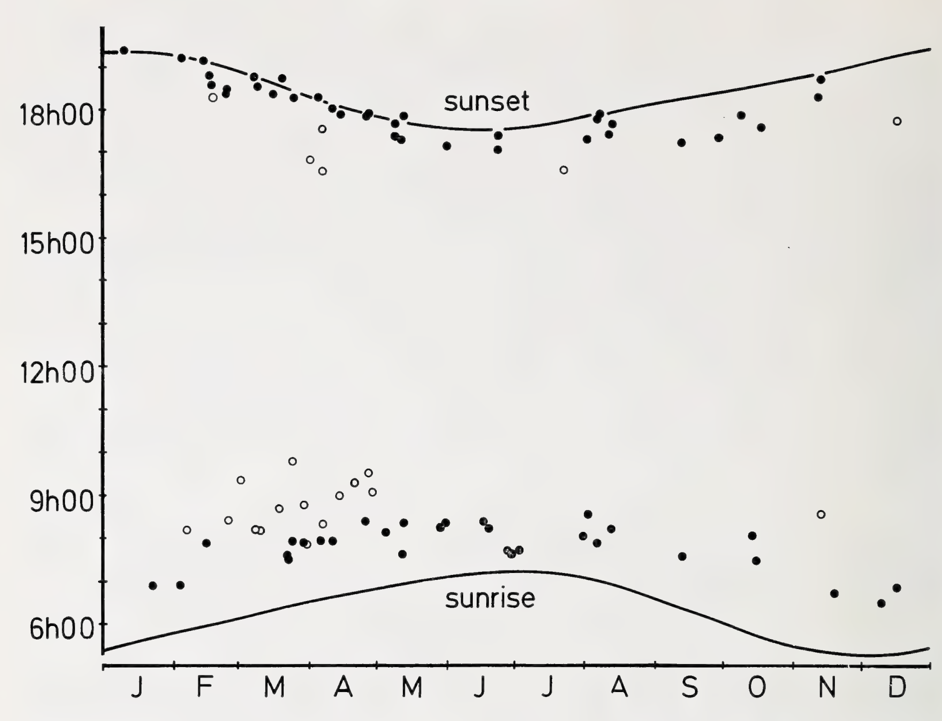


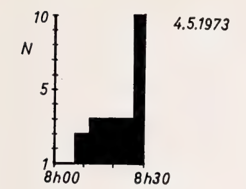
Fig. 6. Activity period of *Xerus inauris* above ground throughout the year. First individual of a colony appearing above ground and last one disappearing into the burrow.
● = sunshine; ○ = clouds, fog

daily activity period above ground varies from about nine to ten hours in winter and from ten to twelve hours in summer. Generally these squirrels spend almost 70% of the time above ground searching for food and feeding, 15–20% squatting on their haunches and looking around, while the rest is spent on running, self-grooming and social contact.

In the morning one or two animals would come above ground and bask in the sun near the tunnel entrance — soon the remainders appear and they all sit around the hole, sometimes grooming themselves or each other. Young sometimes rush around playfully. One after the other then starts feeding near the burrow and within 20 minutes all individuals will do so. Gradually the animals then move further away from the burrow — feeding most of the time. Sometimes an animal returns to the burrow for a short period.

In the afternoon, about one to one and a half hours before sunset, the animals start coming back into the area of the burrow — often they gather around the holes just as in the morning — again doing some self- and allo-grooming. Frequently some of them collect grass and carry it down the burrow and some young might play again and one after the other disappears into the burrow — the last one usually at sunset.

The pattern given above applies to dry and sunny days. Heavy fog or clouds in the morning delays the appearance of the animals above ground considerably and also changes the pattern of emergence; one or two animals come out of the tunnel, look around, the fur erect as if feeling cold, and they disappear again into the burrow — this can happen a few times and it takes up to two hours until all the



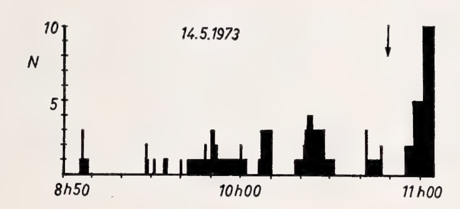


Fig. 7. Patterns of emergence of *Xerus inauris* from the burrow under different weather conditions. Top: sunny weather; bottom: heavy fog, arrow indicating beginning of sunshine

individuals are outside. Figure 7 illustrates this difference in the pattern of emergence according to weather conditions.

Heavy clouds appearing during the day time bring the animals back into the vicinity of the burrow earlier than usual. Rain is avoided by remaining in the burrow. Only on one occasion were two individuals observed feeding while it was drizzling, both being lactating females which probably just had to get some food.

Relations to other species

A distinct reaction to calls of different birds is evident. Calls of Crowned Guinea fowl *(Numida meleagris)*, Crowned plover *(Stephanibyx coronatus)* and White-browed sparrow-weaver *(Plocepasser meheli)* near the colony arouses the squirrels attention and they look for a moment in the direction of the sound, but continue feeding, etc. Such calls given by birds when either flying over the colony or when running past it usually make the squirrels run towards the burrow, whereas calls of the Black korhaan *(Afrotis afra)* are ignored. Turtle doves *(Streptopelia copicola)* and laughing doves *(Streptopelia senegalensis)* frequently feed among the squirrels but they pay no attention to each ohter.

Unfortunately it was never possible to observe any encounters between birds of prey or ground raptors and the squirrels. Antelopes passing through the colony slowly, or feeding there are completely ignored while a monitor lizard wandering through the colony caused an alarm call from one individual and the rest of the colony remained in lookout posture until the reptile had disappeared.

Two species of Viverridae come in close contact with *Xerus inauris* frequently: *Suricata suricatta* and *Cynictis penicillata.* The first of these species usually lives in bigger packs (up to 13 individuals were observed) and uses squirrel burrows to stay in just for a few nights. Squirrels and suricates ignore each other when just passing through the colony but even a half grown suricate can put a squirrel to flight when just running (playfully) towards it. Only once did an adult female ground squirrel show some aggression towards a young suricate which then immediately retreated. When a pack of suricates moves into a squirrel burrow they seem to prefer exactly the part being used by the squirrels. They usually arrive just before the squirrels retire for the night and simply occupy the den. The squirrels then sniff at their usual burrow entrance but do not enter it. They show signs of being uneasy and keep running to and fro between the tunnel openings until they

at last seek shelter in another part of the burrow. This happens every night until the suricates leave the area two to three days later. Then the squirrels immediately move back into the original inhabited part of the burrow.

The relationship with the yellow mongoose, *Cynictis penicillata,* is quite different. These Viverrids are solitary or live in small groups only and use their burrow for a longer period. Their home burrow frequently is in an old abandoned squirrel burrow or is even part of an extended burrow system still used by the squirrels. The two species generally do not pay any attention to each other – *Cynictis penicillata* sometimes raise their young right in the middle of a colony and individuals of both species might sun themselves in front of the tunnels within a short distance of each other. Only on three occasions out of 29 observations was a yellow mongoose chased a few meters by a squirrel – in one case at least by a lactating mother – which is a stage when the squirrels generally seem more aggressive. In these few cases the pursued mongoose ran just fast enough to keep its distance from the squirrel but showed no sign of excitement.

Acknowledgements

The study was supported by grants from the CSIR and the Transvaal Division of Nature Conservation via the Mammal Research Institute, University of Pretoria, South Africa, and by the Theodor Körner Foundation, Austria. I want to thank the Transvaal Provincial Administration for permission to work on one of their reserves, the staff of the S. A. Lombard Nature Reserve for their cooperation, Dr. G. K. Theron, Dept. of Botany, University of Pretoria, for the identification of plants and J. Wirth for his assistance in preparing Fig. 2. My special thanks go to Prof. Dr. J. D. Skinner and Prof. J. A. J. Nel, University of Pretoria, for their continuous encouragement and final comments on the manuscript and to several colleagues for valuable discussions.

Zusammenfassung

Zur Biologie von Xerus inauris (Zimmermann, 1780) (Rodentia, Sciuridae)

Xerus inauris, ein Nager der Trockengebiete des südlichen Afrika, lebt in Kolonien, die aus ein bis drei Gruppen von jeweils ein bis vier adulten Weibchen und ihren Jungen bestehen; ein adultes Männchen wird nur akzeptiert, wenn die Weibchen paarungsbereit sind. Soziales Verhalten und sechs verschiedene Lautäußerungen werden beschrieben. *Xerus inauris* pflanzt sich ganzjährig fort; im Winter erfolgt ein Geburtengipfel. Weibchen im Beobachtungsgebiet hatten nur einen Wurf pro Jahr (1—3 Junge, $\bar{x} = 2{,}1$). Die Tiere erlangen mit etwa einem Jahr sexuelle Reife und haben nur einen Haarwechsel pro Jahr. Putzverhalten, Fortbewegung und Körperhaltungen werden beschrieben. Hauptnahrung sind Grashalme, Blätter und Samen; Insekten werden selten gefressen. Die tägliche Aktivität dauert von einer halben bis zwei Stunden nach Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang. Die Beziehungen von *Xerus inauris* zu den Viverridae *Suricata suricatta* und *Cynictis penicillata* werden besprochen.

References

Acocks, J. P. (1953): Veld types of South Africa. Mem. bot. Survey S. Afr. **28,** 1—192. Pretoria: Government Printer.

Asdell, S. A. (1964): Patterns of Mammalian Reproduction. 2nd edn. Ithaca, New York: Cornell Univ. Press.

Balph, D. F.; Stokes, A. W. (1963): On the Ethology of a Population of Uinta Ground Squirrels. Am. Mid. Nat. **69,** 106—126.

Betts, B. J. (1976): Behaviour in a population of columbian ground squirrels, *Spermophilus columbianus columbianus.* Anim. Behav. **24,** 652—680.

Bowling, N. (1958): Aspects of animal ecology in the Kalahari. Kodoe **1,** 115—135.

— (1959): Further observations on the physiological and behavioural characteristics of small animals in the southern Kalahari. Kodoe **2,** 70—76.

Calinescu, R. J. (1934): Taxonomische, biologische und biogeographische Forschungen über die Gattung *Citellus* Oken in Rumänien. Z. Säugetierkunde **9,** 87—141.

Clark, T. W.; Denniston, R. H. (1970): On the descriptive ethology of Richardson's ground squirrels. Southwest. Nat. **15,** 193—200.

Davis, D. H. S. (1974): The distribution of some southern African mammals. (Mammalia; Insectivora, Rodentia). Ann. Tvl. Mus. **29**, 135—184.

Drabek, C. M. (1973): Home range and daily activity of the round tailed ground squirrel, *Spermophilus teredicaudus neglectis.* Am. Mid. Nat. **89**, 287—293.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1951): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens *(Sciurus vulgaris).* Z. Tierpsychol. **8**, 370—400.

— (1963): Angeborenes und erworbenes Verhalten einiger Säuger. Z. Tierpsychol. **20**, 705 bis 754.

Ewer, R. F. (1963): The behaviour of the Meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). Z. Tierpsychol. **20**, 570—607.

— (1965): Food Burying in the African Ground Squirrel, *Xerus erythropus* (E. Geoff.). Z. Tierpsychol. **22**, 321—327.

— (1966): Juvenile Behaviour in the African Ground Squirrel, *Xerus erythropus* (E. Geoff.). Z. Tierpsychol. **23**, 190—216.

Graff, G. de (1973): Cape Ground Squirrel *(Xerus inauris).* The rodents of South Africa. No 9. Custos 2, 12, 17—21.

Grulich, I. (1960): Ground squirrel *Citellus citellus* L. in Czechoslovakia. Acta Acad. Scient. Czechosloven. Bas. Brun. **32**, 473—563.

Haagner, A. K. (1920): South African Mammals. London: H. F. and G. Witherby, Cape Town: T. Maskew Miller.

Hansen, R. M. (1954): Molt patterns in ground squirrels. Utah Acad. Proc. **31**, 57—60.

Heptner, W. G. (1954): Das dünnfingrige Ziesel *(Spermophilopsis leptodactylus* Licht., Glires). Variabilität und Verbreitungsgebiet. Zool. Zh. **33**, 1157—1170 (Russian).

Herzig-Straschil, B. (1976): Nahrung und Nahrungserwerb des Ziesels. Acta Theriol. **21**, 131—139.

— (1979): *Xerus inauris* (Rodentia, Sciuridae), an inhabitant of the arid regions of southern Africa. Folia Zool. **28** (2), (in press).

Howell, A. H. (1938): Revision of the Northern American ground squirrels with a classification of the North American Sciuridae. U.S. Bur. Biol. Surv. North American Fauna **56**, 1—256.

King, J. A. (1955): Social behaviour, social organization and population dynamics in a blacktailed prairiedog town in the Black Hills of South Dakota. Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Michigan **67**, 1—123.

Lynch, C. D. (1975): The distribution of mammals in the Orange Free State, South Africa. Navorsinge Nasionale Mus. **3**, 109—139.

Marsh, A. C.; Louw, G.; Berry, H. H. (1978): Adaptive renal efficiency, nutrition and aspects of thermoregulatory behaviour in the ground squirrel *Xerus inauris.* Madoqua (in press).

O'Shea, T. (1976): Home range, social behaviour and dominance relationships in the african unstriped ground squirrel, *Xerus rutilus.* J. Mamm. **57**, 450—460.

Poduschka, W. (1971): Zur Kenntnis des Nordafrikanischen Erdhörnchens *Atlantoxerus getulus* (F. Major). Zool. Garten, N. F. **40**, 211—226.

— (1974): Das Paarungsverhalten des Nordafrikanischen Bodenhörnchens *Atlantoxerus getulus* (F. Major). Zool. Anz. **192**, 81—97.

Powell, W. (1925): Rodents. South Africa: Dept. Public Health.

Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa. Johannesburg, Central News Agency.

Saint Girons, M. C. (1953): Note sur le territoir et le cycle d'activité d'*Atlantoxerus getulus* L. dans le Massif du Toubkal (Haut Atlas marocain). Mammalia **17**, 75—82.

Sclater, W. L. (1901): The Mammals of Africa. Vol. II. London: R. H. Porter.

Shortridge, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. Vol. 1. London: Heinemann.

Smithers, R. (1971): The Mammals of Botswana. Museum Memoir No. 4. Salisbury: Trustees Nat. Mus. Rhodesia.

Snyman, P. S. (1940): The Study and Control of the Vectors ob Rabies in South Africa. Onderstepoort J. vet. Sci. **15**, 9—140.

Steiner, A. L. (1970a): Étude descriptive de quelques activités et comportements de base de *Spermophilus columbianus columbianus* (Ord.). I. — Locomotion, soins du corps, alimentation, fouissage, curiosité et alarme, reproduction. Rev. Comp. Animal **4**, 3—21.

— (1970b): Étude descriptive de quelques activités et comportements de base de *Spermophilus columbianus columbianus* (Ord.). II. — Vie de groupe. Rev. Comp. Animal **4**, 23—42.

— (1972): Mortality resulting from intraspecific fighting in some ground squirrel populations. J. Mamm. **53**, 601—603.

— (1973): Self- and allo-grooming behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. Can. J. Zool. **51**, 151—161.

— (1974): Body-rubbing, marking and other scent-related behavior in some ground squirrels (Sciuridae), a descriptive study. Can. J. Zool. **52**, 889—906.

Stickel, L. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J. Mamm. **35**, 1—15.
Straschil, B. (1974): Albinism in the Cape ground squirrel, *Xerus inauris* (Zimmermann, 1780) (Rodentia, Sciuridae). S. Afr. J. Sci. **70**, 315.
— (1975): Sandbathing and Marking in *Xerus inauris* (Zimmermann, 1780) (Rodentia, Sciuridae). S. Afr. J. Sci. **71**, 215—216.
Volčanezkij, J.; Furssajev, A. (1934): Über die Ökologie von *Citellus pygmaeus* Pall. im pestendemischen Gebiet des westlichen Kasakstan. Z. Säugetierkunde **9**, 404—423.
Wilson, E. O. (1975): Sociobiology. The new synthesis. Cambridge: Belknap Press of Harward Univ. Press.
Wistrand, H. (1974): Individual, social and seasonal behavior of the thirteen-lined ground squirrel *(Spermophilus tridecemlineatus)*. J. Mamm. **55**, 329—347.
Yeaton, R. I. (1972): Social behavior and social organization of Richardson's ground squirrels *(Spermophilus richardsonii)* in Saskatchewan. J. Mamm. **53**, 139—147.
Zumpt, I. (1968): The feeding habits of the yellow mongoose, *Cynictis penicillata*, the suricate, *Suricata suricatta* and the Cape ground squirrel, *Xerus inauris*. J. S. Afr. vet. med. Ass. **39**, 89—91.
— (1970): The ground squirrel. African Wildl. **24**, 115—121.
Zyl, J. H. M. van (1965): The vegetation of the S. A. Lombard Nature Reserve and its utilisation by certain antelopes. Zool. Afr. **1**, 55—71.

Author's address: Dr. Barbara Herzig-Straschil, Säugetiersammlung, Naturhistorisches Museum, Burgring 7, Postfach 417, A-1014 Wien

Studies on Gerbillinae (Rodentia)

I. Banding patterns of mitotic and meiotic chromosomes of the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*

By Roswitha Gamperl and Gerda Vistorin

Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz

Receipt of Ms. 12. 7. 1978

Abstract

Presented G- and C-bands of the karyotype of *Meriones unguiculatus* and C-bands of meiotic chromosomes during metaphase I. The study was carried out on several male and female individuals derived from a laboratory stock. Mitotic chromosome preparations were obtained from fibroblast cultures, meiotic preparations from testes.

The mitotic chromosomes reveal characteristic G-banding patterns and can easily be identified. After application of C-banding technique, a remarkable distribution of heterochromatin becomes obvious. Though centromeric C-bands can be found in each pair of autosomes, differences in amount and staining intensity are present. Several autosomes show interstitial C-bands and one pair is heterochromatic throughout its length. The X chromosome is characterized by several bands of different staining intensity, whereas the Y chromosome shows uniformly dark staining.

In C-banded preparations of male meiosis, the pairing behaviour of the partly and totally heterochromatic autosomes and of the gonosomes could be analysed.

Several data suggest the presence of different categories of heterochromatin.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0278 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 278—282

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Introduction

Previous karyological investigations have revealed a chromosome number of 2n = 44 in the Mongolian gerbil, but do not completely agree in their description of chromosome morphology and identification of sex chromosomes (Nadler and Lay 1967; Pakes 1969; Cohen 1970; Vorontsov and Korobitsina 1970; Weiss et al. 1970). Now, the advanced staining techniques have provided us with the means for more precise analyses. The study of banding patterns leads to unequivocal identification of each pair of chromosomes and allows to trace chromosomal rearrangements, not only within one species but also between different species.

In this paper, we present the G- and C-banding patterns of the mitotic chromosomes of *Meriones unguiculatus* and, in addition, report upon C-stained meiotic chromosomes.

Material and methods

Our investigations were carried out on several male and female individuals of *Meriones unguiculatus* derived from a laboratory stock. Fibroblast cultures were initiated from ear biopsies and maintained in TC Medium Eagle, Earle BSS supplemented with 20% fetal bovine serum. Air dried mitotic chromosome preparations were submitted to G-banding procedure (Sumner et al. 1971) or to C-banding technique (Sumner 1972, slightly modified). Meiotic preparations from testes were done following the air-drying method of Evans et al. (1964).

Results

Mitotic chromosomes

G-bands: After application of ASG banding technique, each chromosome can be identified by its characteristic banding pattern (Fig. 1). Most of the autosomes reveal distinctly stained G-bands, while the G-banding patterns of the sex chromosomes appear less conspicuous.

C-bands: In Fig. 2, the C-stained karyotype of a male is presented. Each pair of autosomes reveals centromeric heterochromatin, but conspicuous differences in amount and staining intensity of this material become obvious. Outside of the centromeric regions, additional amounts of heterochromatin can be observed. Apart from several autosomes that show small interstitial C-bands, the chromosomes nos. 5 and 13 demand particular interest. No. 5 reveals a large heterochromatic block which comprises the proximal half of the long arm and, additionally, shows an intensively stained C-band in the middle of the short arm. Chromosome no. 13 is heterochromatic throughout its length, but still allows to distinguish the darker stained centromeric area. The submetacentric X chromosome is characterized by several bands of different staining intensity. Its centromeric C-band and the telomeric region of the long arm appear darkest stained. The totally heterochromatic Y chromosome shows uniformly dark staining. — The specimens used in this study did not reveal any polymorphism.

Meiotic chromosomes

Our analysis of meiosis was restricted to metaphases I and II. At metaphase I, the 21 autosomal bivalents show various configurations (Fig. 3). Most of the chromosomes form rod or cross like bivalents with one chiasma, while others form rings with two chiasmata. More than two chiasmata scarcely occurred within one bivalent.

Fig. 1 (left). Karyotype of a male individual of *Meriones unguiculatus* after applications of G-banding technique. — *Fig. 2 (right).* C-banded male karyotype

C-stained preparations did not only reveal the centromeric C-bands, but also allowed the identification of the autosomes nos. 5 and 13 and of the sex bivalent. The partly heterochromatic pair no. 5 nearly always formed a cross like bivalent with one chiasma, visible only in the euchromatic part of the long arm. This appearance is of interest, because other chromosomes of equal length or even smaller ones often show more than one chiasma. The heterochromatic material in chromosome no. 5 does not appear to undergo chiasma formation. A remarkable contrast to this observation can be found in chromosome no. 13. Though totally heterochromatic, these chromosomes build up chiasmata. — As the sex chromosomes are isopycnotic during metaphases I and II, their identification in orcein stained preparations is difficult. After C-staining, however, they can easily be distinguished. In most metaphases I, they were coiled,

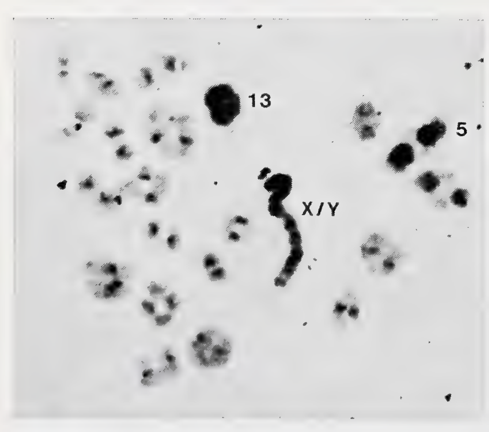


Fig. 3. Male meiosis, C-banded metaphase I

forming ring like structures which were difficult to analyse. The real pairing behaviour became obvious in very few metaphases, when the chromosomes had straightened out. Here, the Y chromosome was found in end-to-end association with the long arm of the X chromosome. A visible chiasma formation within the sex bivalent could never be proved.

Discussion

As conventional staining methods did not lead to unequivocal identification of each chromosome pair in *Meriones unguiculatus,* a detailed comparison of our results with those of previous investigators does not appear to be useful. Here, we only want to mention the discrepancy concerning satellite associations. While WEISS et al. (1970) did not observe any association, COHEN (1970) reports upon associations of acrocentric chromosomes. In our preparations, not only the acrocentric chromosome no. 18, but also the short arms of nos. 5 and 14 have been found to be involved in associations.

Though G-banding has revealed very characteristic banding patterns, the distribution of heterochromatin seems to be more interesting. A remarkable detail may be seen in the presence of a totally heterochromatic chromosome which, however, is not exceptional among Cricetidae. Heterochromatic autosomes have already been observed in *Cricetus cricetus* (VISTORIN et al. 1976), *Cricetulus griseus* (GAMPERL et al. 1976) and *Cricetulus longicaudatus* (RADJABLI, pers. comm.). On the other hand, heterochromatic autosomes have more frequently been discovered as supernumerary chromosomes. Such B-chromosomes are widely known from plants, insects and several mammals, especially rodents (see YOSIDA 1977). At the present state of our knowledge, it is not possible to decide whether these chromosomes of *Meriones unguiculatus* could be supernumerary chromosomes as well. Further analyses of specimens captured in their natural habitat may elucidate this problem.

With regard to previous autoradiographic studies (COHEN 1970; WEISS et al. 1970), the heterochromatic material of the gonosomes and of chromosome no. 5 corresponds to late labelling segments. Of chromosome no. 13, however, late replicating has not been reported. It can thus be concluded that different categories of heterochromatin are present. A confirmation to this assumption may be seen in meiosis where chiasmata have not been observed in the late replicating type of heterochromatin, but occur within the heterochromatic chromosome no. 13. Further investigations should be carried out in order to analyse the constitution of these categories of heterochromation.

Zusammenfassung

Untersuchungen an Gerbillinae (Rodentia). I. Bändermuster der mitotischen und meiotischen Chromosomen von Meriones unguiculatus

Die mitotischen Chromosomen von *Meriones unguiculatus* (2n = 44) können aufgrund ihres charakteristischen G-Bändermusters leicht identifiziert werden. Bemerkenswert ist die Verteilung des Heterochromatins, das sich mit der C-Bändermethode darstellen läßt. Obwohl jedes Chromosomenpaar Zentromerenheterochromatin aufweist, lassen sich Unterschiede im Gehalt und in der Färbungsintensität nachweisen. Einige Autosomen besitzen interstitielle C-Bänder, ein Autosomenpaar ist zur Gänze heterochromatisch. Das X-Chromosom ist gekennzeichnet durch eine Reihe von C-Bändern unterschiedlicher Färbungsintensität, das Y-Chromosom ist einheitlich dunkel gefärbt. — Metaphasen I und II der männlichen Meiose wurden analysiert. Das Paarungsverhalten der teilweise bzw. total heterochromatischen Autosomen und das der Gonosomen konnte mit Hilfe der C-Färbung untersucht werden.

Literature

COHEN, M. M. (1970): The somatic karyotype of *Meriones unguiculatus*. J. Heredity **61**, 158—160.
EVANS, E. P.; BRECKON, G.; FORD, C. E. (1964): An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. Cytogenetics **3**, 289—294.
GAMPERL, R.; VISTORIN, G.; ROSENKRANZ, W. (1976): A comparative analysis of the karyotypes of *Cricetus cricetus* and *Cricetulus griseus*. Chromosoma (Berl.) **55**, 259—265.
NADLER, C. F.; LAY, D. M. (1967): Chromosomes of some species of *Meriones* (Mammalia: Rodentia). Z. Säugetierkunde **32**, 285—291.
PAKES, S. P. (1969): The somatic chromosomes of the Mongolian gerbil *(Meriones unguiculatus)*. Lab. Anim. Care **19**, 857—861.
SUMNER, A. T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. Exp. Cell Res. **75**, 304—306.
SUMNER, A. T.; EVANS, H. J.; BUCKLAND, R. (1971): New technique for distinguishing between human chromosomes. Nature (Lond.) New. Biol. **232**, 31—32.
VISTORIN, G.; GAMPERL, R.; ROSENKRANZ, W. (1976): Analysis of mitotic and meiotic chromosomes of the European hamster, *Cricetus cricetus* (L.). Z. Säugetierkunde **41**, 342—348.
VORONTSOV, N. N.; KOROBITSINA, K. V. (1970): Materials on a comparative karyology of Gerbillinae. Cytology (Leningrad) **12**, 152—157.
WEISS, L.; MAYEDA, K.; DULLY, M. (1970): The karyotype of the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. Cytologia **35**, 102—106.
YOSIDA, T. H. (1977): Supernumerary chromosomes in the black rat *(Rattus rattus)* and their distribution in three geographic variants. Cytogenet. Cell Genet. **18**, 149—159.

Authors' addresses: Dr. ROSWITHA GAMPERL, Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz, Harrachgasse 21/8, A-8010 Graz; Dr. GERDA VISTORIN, Ruhr-Universität Bochum, Lehrstuhl für Genetik, Universitätsstraße 150, D-4630 Bochum

Feeding habits of the Stone Marten, *Martes foina* (Erxleben, 1777), in northern Burgos, Spain

By M. DELIBES

Estación Biológica de Doñana

Receipt of Ms. 16. 2. 1978

Abstract

This study on the diet of the Stone Marten *(Martes foina)* is based on the analysis of 148 droppings and 14 gut contents collected from 1973 to 1977 in northern Burgos, an area of transition between temperate and mediterranean Spain. The results of the analysis are presented as: a. frequency of occurrence of each type of prey and b. as consumed biomass, estimated using the correction factors of LOCKIE (1961) for the Pine Marten. Seasonal variations in the diet were found. Small mammals (mainly *Apodemus sylvaticus* and *Crocidura russula)* and birds are the most important prey in Spring — Summer, and berries (mainly of *Juniperus* spp., *Rubus* spp. and *Arctostaphylos uva-ursi)* in Fall-Winter. Reptiles, insects, carrion and honey are complementary foods. The Stone Marten appears in the

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0282 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 282—288

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

results as a generalist feeder, consuming in the study area a great diversity of animal and vegetable species, mainly taken in rocky forest environments and not in the human surroundings.

Introduction

The Stone or Beech Marten *(Martes foina)* probably arrived to Europe from the Middle East after the recession of the last glaciation (Kurtén 1968; Anderson 1970). Although it is one of the most common carnivores in Europe, its precise ecology is unknown except in a few localities. Heptner et al. (1974) summarize some studies carried out in Russia and Waechter (1975) has a recent paper on the Stone Marten in Alsace (France). In all localities it is an omnivorous species, but in the Soviet Union its diet consists of numerous wild animal and vegetable species, while it is limited in France to those species (many of them domestic) which can be obtained in the human environment. This paper deals with the feeding habits of the Stone Marten in a transition zone between temperate and mediterranean Spain.

Material and methods

We analyzed 14 gut contents and 148 droppings from Stone Martens. Five of the guts lacked any sort of food, hence the number of viable samples was reduced to 157. Of these, 66 (1 gut content and 65 droppings) corresponded to a period from the 1st of March to the 31st of August (Spring-Summer) which coincides with the breeding season and consequent rearing of offspring for Stone Martens as well as that of its principal vertebrate prey. Ninety-one samples (8 guts and 83 droppings) correspond to the period from the 1st of September to the 28th of February (Fall-Winter). The guts come from specimens captured by professional trappers and were preserved in an 8 % formaline solution until they could be examined.

The processing of each dropping was carried out following Lockie (1961). The results are presented in two manners: a. the frequency of occurrence of each type of prey and b. the estimated percentages of the biomass consumed corresponding to each type of prey. In order to estimate the consumed biomass, we have used the same correction factors as those of Lockie (1961) in his study on the Pine Marten *(Martes martes)*, giving to reptiles a factor of 45 (i.e., an intermediate between that of small birds and that of large birds in Lockie), to Orthoptera a factor of 12 and to honeycombs a factor of 4 (assuming that in the average honeycomb the weight of the honey is three times greater than that of the wax, and that honey is digested and wax is not).

Study area

The samples were collected at random between 1973 and 1977 in the northern part of Burgos province, in an extensive area whose axis is formed by the Ebro River and its tributary, the Rudrón River (approximately 42° 44 N and 3° to 4° W). This is a calcareous zone with an altitude of 600—1000 meters, where erosion by rivers and streams has caused narrow valleys and deep canyons with rocky karstic walls. The climate and vegetation indicate the transition from temperate to mediterranean Spain. Kermes and holm oak thickets dominate the landscape, but in the higher zones small stands of beech or Pyrenean oak can be observed. These are the remnants of a once extensive forest that has now disappeared. The area was chosen so that its northern boundary coincides with the southern limit of the Pine Marten distribution in Spain.

Results

The frequency of occurrence and the biomass of the principal types of prey in each period is shown in Table 1.

Altogether, mammals are the group most frequently appearing since they are present in 52.9 % of the samples and constitute 34.8 % of the consumed biomass. They are followed in importance by fruits (in 49.7 % of the samples and 23.5 % of

Table 1

Food of the Stone Marten in northern Burgos

	Spring / Summer no. of samples: 66		Autumn / Winter no. of samples: 91	
	F. O.	P. B.	F. O.	P. B.
Mammals	77.3	46.1	35.2	23.3
Birds und eggs	34.8	26.4	15.4	19.5
Reptiles	9.1	5.0	2.2	3.1
Invertebrates (mainly insects)	40.9	4.6	42.9	5.5
Honey	10.6	0.6	12.1	1.1
Vegetable matter (mainly berries)	19.7	4.9	71.4	42.2
Carrion and other products	9.1	12.4	2.2	5.3

F. O. = Frequency of occurrence expressed as a percentage of the samples; P. B. = Estimated percentage of consumed biomass.

the biomass) and by birds (in 23.6 % of the samples and 23 % of the biomass). The rest of the groups, although some are well represented as far as frequency of occurrence is concerned, have a very slight importance as a biomass.

There is an appreciable seasonal variation in the diet. Comparing the frequency of occurrence in the two periods we are considering here, statistical differences appear in regard to mammals (chi-square test; $p<.001$), birds and eggs ($p<.01$) and fruits ($p<.001$). The first two groups dominate in the Spring-Summer period while fruits dominate during Fall-Winter. Invertebrates and honey are consumed in equal amounts in both periods and reptiles and carrions somewhat more frequently in Spring and Summer.

Mammals

In the 83 samples that contained mammal remains, a minimum of 10 different species were found (Table 2). The prey size range varied between one medium size rabbit (of about 300—400 g) and one white-toothed shrew *(Crocidura russula)* weighing about 10 g. The highest relative frequency of occurrence corresponds to the wood mouse *(Apodemus sylvaticus)*, followed by white-toothed shrews, rabbits *(Oryctolagus cuniculus)*, water voles *(Arvicola sapidus)* and field voles *(Microtus agrestis)*. All the rabbits except one were very small and it is possible that they were captured in their burrows. The hare *(Lepus capensis)* was also very small and the water vole and garden dormice *(Eliomys quercinus)* were young.

In relation to other European localities, it is surprising to see the little relevance of Microtinae in the diet. Without doubt, this is due to the relative scarcity of these rodents in Mediterranean Spain (Herrera 1974; Delibes 1975). Likewise, the importance of shrews, habitually rejected by such other carnivores as cats (Ewer 1973), genets (Delibes 1974), foxes (Macdonald 1977), etc, is very notable. In Southern France, however, shrews are the most common mammalian prey of the Stone Marten (Waechter 1975).

Birds and eggs

Birds and eggs appear in 37 samples and are represented by at least 12 species (Table 2). The prey-size range varied from that of a pigeon (probably *Columba*

Table 2

Occurrences of each type of prey in the samples analized

	Spring / Summer no. of samples: 66	Autumn / Winter no. of samples: 91		Spring / Summer no. of samples: 66	Autumn / Winter no. of samples: 91
MAMMALS			INVERTEBRATES		
Crocidura russula	15	6	Gastropoda	2	1
Oryctolagus cuniculus (juv)	8	1	Orthoptera	6	25
Lepus capensis (juv.)	1	—	Lepidoptera (larvae)	1	—
Eliomys quercinus	—	2	Hymenoptera	2	1
Clethrionomys glareolus	—	1	Coleoptera (imagos)	17	16
Arvicola sapidus (juv.)	4	2	Coleoptera (larvae)	2	—
Microtus agrestis	5	—	Insecta (unident.)	1	1
Pitymys lusitanicus	2	—	Myriapoda	—	2
Microtinae (unident.)	5	—	Arachnida	—	1
Apodemus sylvaticus	11	13	*Australopotamobius pallipes*	2	—
Rattus norvegicus (juv.)	1	—			
Murinae (unident.)	4	2	VEGETABLE MATTER		
Small mammal (unident.)	10	10	Mushrooms	—	1
			Juniperus phoenicea	—	29
BIRDS			*Juniperus* (other species)	—	13
Gallus gallus var. dom.	—	1	*Corylus avellana*	—	1
Columba spp.	4	—	*Rubus* spp.	—	16
Jynx torquilla	1	—	*Rosa* sp.	—	10
Motacilla sp.	1	—	*Sorbus aucuparia*	—	2
Sturnus unicolor	—	1	*Pyrus communis*	—	1
Garrulus glandarius	—	2	*Malus domestica*	—	2
Troglodytes troglodytes	2	—	*Prunus spinosa (?)*	3	—
Phoenicurus ochruros	1	—	*Prunus domestica*	1	—
Erithacus rubecula	2	—	*Prunus avium*	2	—
Turdus merula	1	2	*Prunus avium* var. domestica	1	—
Muscicapidae (unident.)	—	1	Rosacea (unidentified)	4	—
Passer domesticus	—	1	*Vitis vinifera*	—	1
Fringilla coelebs	1	1	*Arbutus unedo*	—	7
Passeriformes (unident.)	9	5	*Arctostaphylos uva-ursi*	4	14
Bird (unident.)	1	—	*Triticum vulgaris*	—	1
Eggs	1	1	Fruit (unidentified)	—	1
REPTILES			OTHER PRODUCTS		
Lacerta lepida	1	—	Carrion	5	2
Lacerta hispanica	3	1	Chocolate	1	—
Lacerta sp.	2	—			
Colubridae (unident.)	—	1			

livia) weighing about 250 g (the chicken is not considered because it is probably eaten as carrion) to that of a wren *(T. troglodytes)* of scarcely 9 g. The great diversity of birds consumed prevent any one species from standing out amongst the rest. Pigeons and blackbirds *(Turdus merula)* are the species most represented. A domestic chicken and a hen's egg, a house sparrow *(Passer domesticus)*, a spotless starling *(Sturnus unicolor)* and perhaps some of the pigeons (in all from four to eight occurrences of a total of 39) are the only prey characteristic of an anthropogenic environment. Most of the remaining species are forest dwellers and live in bush

and thicket areas. At least four of the identified birds were fledglings, and some nestlings were also probably eaten, although they do not leave recognizable remains in the droppings.

We found that, with respect to biomass, seasonal variation in birds consumption is not high, since the majority of large and medium size birds (chicken, jays — *Garrulus glandarius* — black-birds and starling) are captured in the Fall-Winter period.

Reptiles

Reptiles appeared in only eight droppings. One of them was a small unidentifiable snake. Another was a medium size ocellated lizard *(Lacerta lepida),* two other are *Lacerta lepida* or *Lacerta schreiberi*, and four were small lizards, probably *Lacerta hispanica.* We did not find any amphibian remains, whose absence was also pointed out by Lockie (1961) in his study on the Pine Marten's diet in Scotland. As was to be expected, there is a higher tendency to capture reptiles during the Spring-Summer period.

Invertebrates

Invertebrates appeared in 66 samples (42 %) but they represent only 5 % of the total biomass. The most important group without question were the insects (90 % of all occurrences), especially Coleoptera (mainly beetles, such as *Geotrupes* sp., *Carabus* sp., etc.) and Orthoptera (mainly grasshoppers, also crickets and mole-crickets). Grasshoppers play an important role in the food during the fall. This explains the slight seasonal variation of the invertebrates in the diet.

On two occasions crayfish *(Australopotamobius pallipes)* remains were found in the droppings, which added to the common occurrence of the water vole remains, leads one to believe that the Stone Marten frequently hunts along the banks of rivers and streams. Snails appeared in three samples, on one occasion it was a centipede, and on another sample it was a large spider (Table 2).

Honey

As is well known the taste of Martens for honey and droppings of waxy consistancy and with a strong smell of honey appear all year long. Sometimes even the remains of bees have been found. The small correction factor assigned probably underestimates the role of this type of food as biomass.

Vegetable matter

Some vegetable remains, like leaves, twigs, grasses, etc, seem to be ingested more or less accidentally by the Stone Martens and they have not been considered here as food. There are 78 droppings with vegetable matter, of which one contained mushrooms and the rest fruits. The minimum number of species was 15 (Table 2).

The most frequently consumed fruits were berries from the phoenician juniper *(Juniperus phoenicea).* They occur in 32 % of the Fall-Winter samples and are followed in importance by bearberries *(Arctostaphyllos uva-ursi)*, dewberries and raspberries *(Rubus* spp.) and berries of other species of *Juniperus.* Of a total of 114 occurrences only 6 (5.3 %) correspond to cultivated fruits (2 apples, and 1 each to plums, cherries, grapes and wheat). Therefore the overwhelming majority were wild fruits from trees and bushes.

The marked seasonality in the consumption of vegetable matter is caused by the ripening of the majority of wild fruits at the end of the Summer or in the Fall. As

can be observed in Table 2, only fruits of *Prunus* spp. (that ripen from June to August) and occasionally bearberries are consumed in Summer. This explains why the greatest consumption of fruits in Alsace takes place during the Summer, since there the Stone Marten feeds almost exclusively on cultivated cherries *(Prunus avium)* and on rare occasions plums *(Prunus domestica)* (Waechter 1975).

Carrion and other products

In four droppings we found pieces of large mammals bones, accompanied on two occasions by Diptera pupae. Fat and pieces of lung of a large mammal appeared in one gut. It is very probable that on all of these occasions the Stone Marten had fed in a rubbish dump. In droppings collected 30 meters away from a Golden Eagle's nest, the remains of a young lamb appeared once and another time those of an adult hare. Presumably, both prey had been captured by the eagle and the marten had taken advantage of the left overs. Surely then, the marten had not had access to the whole carcass of either of the prey thought to be carrion. Therefore, the assigned correction factors would overestimate the importance of this food as biomass.

In one dropping we found a chocolate bar wrapper. Without doubt, is was eaten along with its contents.

Discussion

In northern Burgos the Stone Marten consumes a great diversity of animal and vegetable food, to the point where in only 157 droppings and guts a minimum of 27 species of vertebrates, 25 of invertebrates and 15 fruits have been identified. Without doubt, the large size of the study area and the long period of time (4 years) during which samples have been collected, are partially responsable for this large trophic diversity, but the fundamental reason is the versality and very small selectivity of the Stone Marten when it feeds (euryphagy).

As with all food generalists, the Stone Marten undergoes marked temporal and spatial variations in its diet, turning to seasonally or locally available animal or vegetable food. Although in this study this aspect is not considered, the inter-annual variations of the diet in relation to years of abundance or of scarcity of diverse prey are probably also pronounced. A possible sexual dimorphism in feeding, that Yurgenson (1975) demonstrated in the Pine Marten, should also contribute to trophic diversity.

The majority of prey consumed by the Stone Marten in Burgos were taken in rocky or forest environments, and not in anthropogenic ones. This fact differentiates Burgos martens ecologically from those of Alsace and makes it similar to the populations of the USSR. This event was predictable since 95% of the Stone Martens capture in Alsace were taken within 500 meters of villages (Waechter 1975). In our study area during 1976, 90% of the martens (of a total of 32) were taken at a greater distance from any populated area.

Finally, we would like to point out that the trophic niche breadth of the Stone Martens in our study area confirms once again the well known polyphagy of the species of the genus *Martes,* with a wide range of acceptable food and marked seasonal variations in its diet (see Ewer 1973; Heptner et al. 1974; Goszczynski 1976; and references there).

Acknowledgements

I am grateful to P. Santamaría, D. Arce and A. Delibes for their assistance in the collection of the material. Dr. S. Castroviejo did the identification of some the seeds.

Dr. F. Alvarez, Dr. J. Castroviejo, R. López-Alonso, E. Collado and E. Jiménez helped in various ways. G. Wood did the English translation from the Spanish.

Zusammenfassung

Nahrungsökologie des Steinmarders, Martes foina (Erxleben, 1777), im Norden von Burgos, Spanien

Um die Nahrung des Steinmarders zu untersuchen, sind in den Jahren 1973 bis 1977 148 Exkremente und 14 Verdauungstrakte des Steinmarders im Norden von Burgos gesammelt worden. Dieses Gebiet stellt eine Übergangszone zwischen dem milden und dem mediterranen Klima Spaniens dar.

Häufigkeit und Vorkommen der Nahrungsart sowie aufgenommene Biomasse (in Anlehnung an die Studie von Lockie [1961] über die Nahrung des Baummarders) wurden ermittelt. Es ergaben sich jahreszeitliche Unterschiede der Nahrungszusammensetzung. Kleine Säugetiere (vorwiegend *Apodemus sylvaticus* und *Crocidura russula)* und Vögel sind die wesentlichen Nahrungsbestandteile im Frühling und Sommer, während wilde Beeren (in der Hauptsache des *Juniperus* spp., *Rubus* spp. und *Arctostaphylos uva-ursi)* die Hauptnahrung im Herbst und Winter darstellen. Reptilien, Insekten und Honig sind zusätzliche Nahrung. Im Beobachtungsgebiet ist der Steinmarder ein Raubtier, das eine Vielfalt vegetarischer und tierischer Kost zu sich nimmt. Diese wird in erster Linie aus Fels- und Waldgebieten bezogen und nicht aus der Nähe menschlicher Behausungen.

Literature

Anderson, E. (1970): Quaternary evolution of the genus *Martes* (Carnivora, Mustelidae). Acta Zool. Fennica **130**, 1—132.

Delibes, M. (1974): Sobre alimentación y biología de la gineta *(Genetta genetta* L.) en España. Doñana Act. Vert. **1**, 143—199.

— (1975): Some characteristic features of predation in the Iberian Mediterranean Ecosystem. Proc. XII Int. Cong. Game Biol., Lisboa (in press).

Ewer, R. F. (1973): The carnivores. London: Weidenfeld and Nicolson.

Goszczynski, J. (1976): Composition on the Food of Martens. Acta theriol. **21**, 527—534.

Heptner, V. G.; Naumov, N. P.; Jurgenson, P. B.; Sludski, A. A.; Circova, A. F.; Bannikov, A. G. (1974): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. 2. Seekühe und Raubtiere. Jena: VEB G. Fischer.

Herrera, C. M. (1974): Trophic diversity of the Barn Owl *Tyto alba* in continental Western Europe. Ornis Scandinavica **5**, 181—191.

Kurten, B. (1968): Pleistocene mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson.

Lockie, J. D. (1961): The food of the Pine Marten *Martes martes* in West Ross-shire, Scotland. Proc. zool. Soc. Lond. **136**, 187—195.

Macdonald, D. W. (1977): On food preferences in the Red Fox. Mamm. Rev. **7**, 7—23.

Waechter, A. (1975): Ecologie de la fouine en Alsace. Terre et Vie **29**, 399—457.

Yurgenson, P. B. (1975): Sexual dimorphism in feeding as an ecological adaptation of a species. In: Biology of Mustelids: some Soviet Research. Ed. by C. M. King. Yorks: British Library Lending Division, 79—83.

Author's address: Dr. Miguel Delibes, Estacion Biologica Doñana (CSIC), Paraguay 1, Sevilla 12, Spain

A sensitive phase for the development of olfactory preference in ferrets (*Mustela putorius* f. furo L.)[1]

By R. Apfelbach

Institut für Biologie III, Zoophysiologie, Universität Tübingen

Receipt of Ms. 20. 2. 1978

Abstract

Studied olfactory reactions in the ferret to establish their importance for prey searching. 28 prey naive animals were reared differently. Their behavioral reactions towards known and unknown prey odors were tested at different age levels. During their third month of life ferrets respond most readily to odors with searching. Adult ferrets respond reliably with searching behavior only when the odor of a prey is offered with which the animals had been fed between their second and fourth month of life.

Introduction

All predators have to discriminate their prey from nonprey, even if they accept a wide range of different prey objects. Yet, detailed analyses of the external stimuli eliciting hunting reactions in a particular predator are still scarce. In general, it is assumed that prey is recognized by movement, size, sound, or scent; these stimuli may be working either alone or in combination (Curio 1976).

The importance of acoustical and especially optical stimuli for eliciting hunting behavior is well established in many species (e. g. Bristov 1941; Kramer 1941; Schneider 1954; Leyhausen 1956; Payne 1962; Etienne and Howland 1964; Ingle 1971). However, there is comparatively little known about the effects of olfactory cues on the elicitation of prey catching reactions.

Prey catching behavior of mustelids has been studied by several authors, e. g. Apfelbach and Wester (1977), Eibl-Eibesfeld (1956, 1963), Goethe (1940, 1964), Gossow (1970), Räber (1944), Wüstehube (1960). These studies revealed that optical and acoustical stimuli are certainly important for eliciting hunting behavior in polecats and ferrets. Yet, both sensory modalities are surpassed in importance by the olfactory system in this species.

Working with odors from different types of prey, Apfelbach (1973) found that young polecats (*Mustela putorius* f. furo) exhibit a preference for the odor of a prey on which they had been fed. Preferences were the more marked the longer individuals had fed upon the prey in question. From these experiments it could be concluded that scent serves as a sign stimulus for prey selection in this carnivore.

The present study was undertaken to clarify the question whether the preference to a specific prey odor is due to the length of prior feeding experience or due to exposure during a certain age.

[1] This study was supported by a grant of the Deutsche Forschungsgemeinschaft.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0289 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 289—295

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material and methods

The experimental part of the present study was done during the years 1974—1977. The subjects were 16 male and 12 female ferrets (*Mustela putorius* f. furo) taken from seven different litters. The ferrets were divided into three groups consisting two times of 11 and of 6 animals. Until their third month of life the young animals lived with their mothers. Then they were seperated and kept either in pairs or individually. All animals lived under natural light and temperature conditions.

Feeding method of groups 1 and 2

The animals of group 1 were fed with chicks the first twelf months of their life. From that time on they received mice only for the following six months; after that they again were fed with chicks for another six months period. The animals of group 2 were fed with mice only.

Feeding method of group 3

The animals of group 3 received chicks except during their third month of life when they were fed with mice exclusively. The behavior of the growing ferrets toward known and unknown odors was quantified at different age levels (Table). For an experiment, a ferret was placed onto a round observation table (2 m diameter). The table (Fig. 1) was divided into four sections by white markings so that the position of the ferret could be recorded.

Table

Testing procedure of the reactivity toward known and unknown odors of groups 1 and 2

Odor	Month of life					
	2	4	8	12	18	24
Chick	*	*	*	*	*	*
Mouse	*	*	*	*	*	*
Geraniol	*	*		*		
Methyl acetate		*		*		

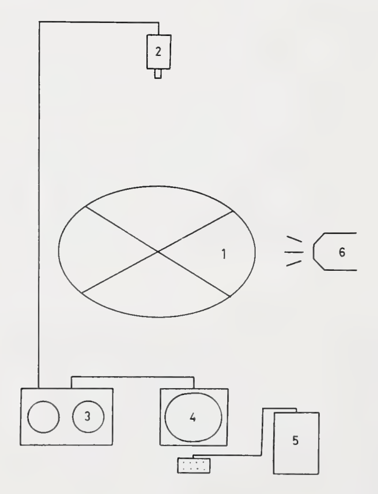


Fig. 1. Experimental setup. 1 = Testing arena; 2 = TV camera; 3 = Video recorder; 4 = Monitor; 5 = Event recorder; 6 = Fan

A fan was blowing air (4 m/sec) over the table. The reactions of the animals toward the air and to different odors added to it were tested by comparing the time an animal spent in the section of the observation table closest to the source of smell before and after presentation

of the odor. The experiments were observed some distance away on a TV screen. The observations could be transfered by the observer directly on an Esterline Angus event recorder and/or stored on a tape recorder for later analysis.

In every experiment, lasting for 10 min, air was blowing for 7 min, then one of the following odors was added: chick, mouse, geraniol ($C_{10}H_{18}O$), methyl acetate ($Ch_3CO_2CH_3$). On the average all ferrets were exposed to the different types of odor five times at the different age levels; every animal was used for one experiment per day only. Hungry and satiated ferrets were tested. Analysis of data was performed using the Wilcoxon Matched-pairs Signed-ranks Test. For comparison reasons standard deviations are also given.

Under natural conditions the following behavioral reactions are typical for prey searching ferrets (Apfelbach and Wester 1977):

Search: traversing the ground whilst systematically exploring the bottom and corners of it. This is accompanied by scanning movements of the head and occasional scratching or digging movements with the fore feet. Speed of locomotion is slow.

Orientation: the point at which search ceases. A potential prey object — or the source of odor — is located and approach toward it commences. Scanning movements stop and speed of locomotion increases.

Advance: approaching and pursuing the prey object.

In our indoor study search and orientation together were termed as "search".

Results

I. Searching for prey

Ferrets are no typical hunters persuing fleeing prey but rather rummage over the ground with slow scanning movements of the head and attempts to attack prey by a sudden dash. Search behavior can be elicited by odor alone. Tracking down a prey involves either occasionally working up a track which the prey had laid down, or, the more typical case, the straight approach toward the source of odor. Motionless prey appears to be difficult to locate. Its discovery is usually preceded by sniffing the ground and air until the prey is located and identified.

In our experiments, the animals oriented themselves and advanced towards the source of odor by sniffing the air.

II. Reactions towards odors

Groups 1 and 2

From their second month of life on, young ferrets leave their nest and start to explore the immediate surroundings of it. (Some animals of that age are able to kill mice already.) In the testing arena all animals reacted to every odor with searching behavior which resulted in an increase in time spent in the section closest to the source of odor (Fig. 2). Whenever the odor of a known prey was added to the air, e. g. chicken for group 1 and mouse for group 2, this increase was significantly higher ($p = 0{,}031$) than for other smelling substances. When unknown odors were added time did not significantly increase.

During the fourth month of life young ferrets leave the litter and start to live solitarily. All animals are well able to kill prey. Both our experimental groups reacted strongly to all odors, yet the searching reactions were most significant ($p = 0{,}024$) whenever the smell of the known prey was offered (Fig. 3). All odors not associated with food were treated alike but always elicited searching in the ferrets. In the four months old animals the reaction toward odors was higher and lastet longer than in the two month old ferrets.

Eight months old ferrets physically are fully grown, however, do not yet exhibit sexual activity. All animals reacted strongly to the known odor ($p = 0{,}013$), while

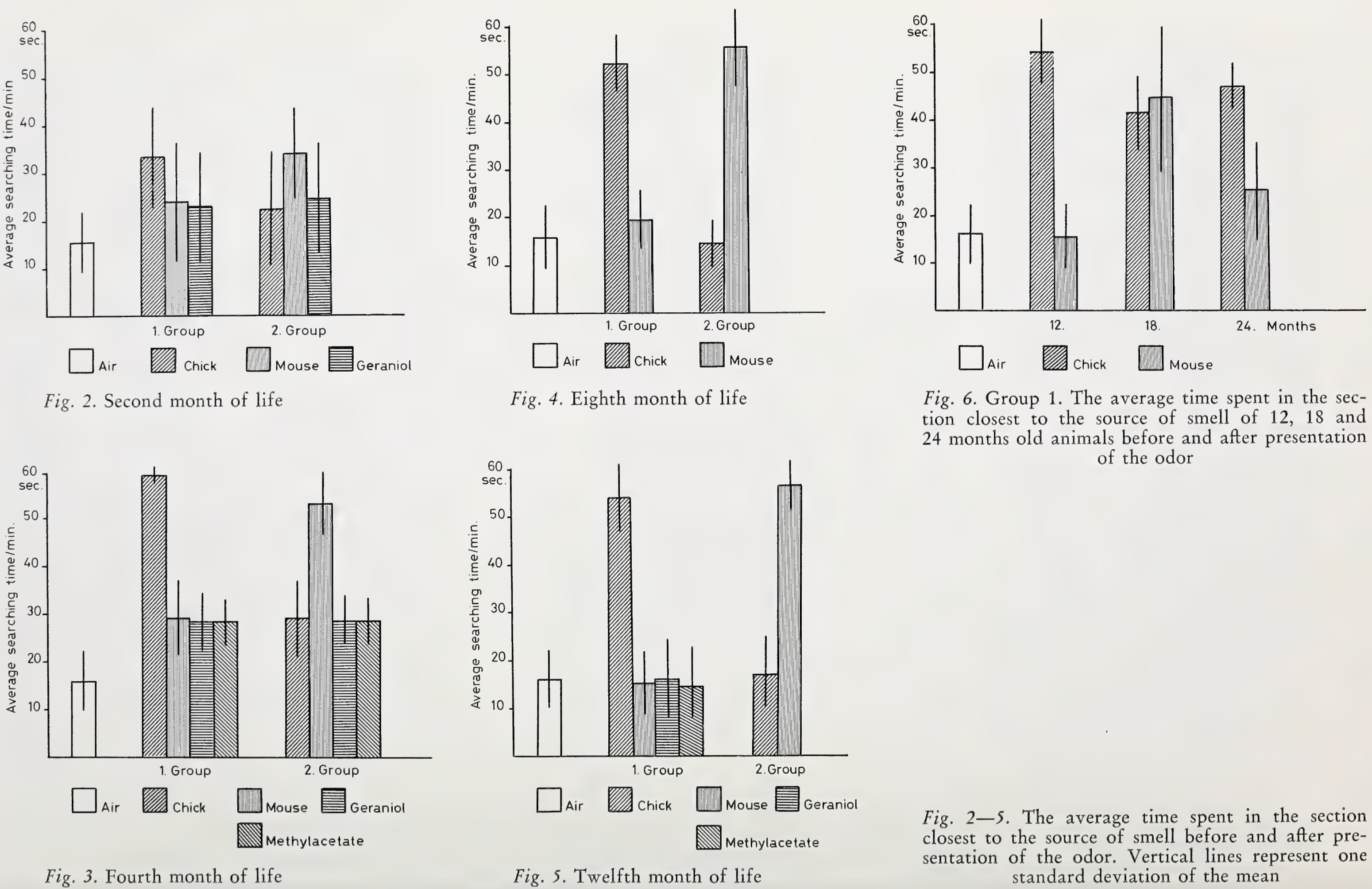


Fig. 2. Second month of life

Fig. 3. Fourth month of life

Fig. 4. Eighth month of life

Fig. 5. Twelfth month of life

Fig. 6. Group 1. The average time spent in the section closest to the source of smell of 12, 18 and 24 months old animals before and after presentation of the odor

Fig. 2—5. The average time spent in the section closest to the source of smell before and after presentation of the odor. Vertical lines represent one standard deviation of the mean

completely ignoring the unknown one (Fig. 4). The reaction to the known odor was statistically as strong as in the four months old animals. But there was no indication that the unknown odor caused any sign of searching; it was treated like the control air.

At the age of twelf months the ferrets were retested. Animals of that age are able to reproduce. All animals of both groups showed search reactions only when the known odor was offered (p = 0,013). The unknown odor of a natural prey and also smelling substances were ineffective in eliciting any visible behavioral reaction (Fig. 5). Comparing the average searching time of four, eight and twelf months old animals toward the known odor no difference could be detected. The same was true for the reactions toward unknown odors of eight and twelf months old animals. After a starvation period of three days the response toward the known odor seemed to increase (no statistical proof); however, unknown odors still did not cause any reaction in the animals.

After the twelfth month of life, animals of group 1 received mice instead chicks for the next six months. Then they were retested. The odor of chick still elicited in all ferrets searching behavior definitely. In addition the animals reacted strongly to mouse odor (Fig. 6).

Six months later the ferrets were retested after they had been fed with chicks only. As in the prior testing situations the odor of chick caused searching behavior in the section closest to the source of smell. They also responded to odor of mouse but to a lesser extent (p = 0,021).

Group 3

Animals of group 3, being fed with chick for the first weeks of their lives, were tested after the second month for the first time. The reaction to the odor of chick was significantly stronger (p = 0,043) than to the odor of mouse (Fig. 7). During the third month of life all ferrets were fed with mice exclusively. Then retesting took place. This time the reaction to mouse odor was stronger (Fig. 7; p = 0,024).

During their fourth month of life, the ferrets again received chicks only. The following tests revealed that the odor of mouse still caused a strong increase in searching behavior, however, the odor of chick clearly elicited this behavior too (Fig. 7). Statistically, the odor of mouse was still more effective than the odor of chick (p = 0,041).

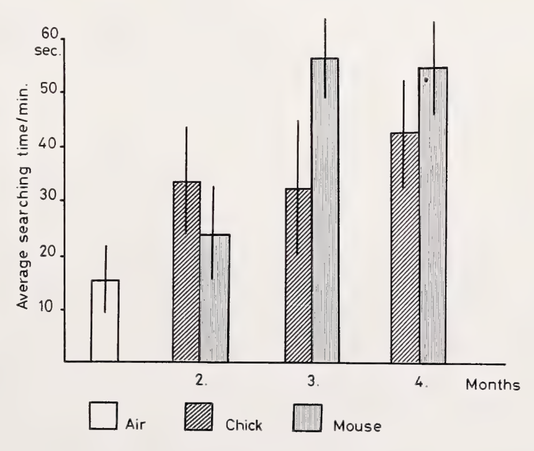


Fig. 7. Group 3. The average time spent in the section closest to the source of smell of 2, 3 und 4 months old animals before and after presentation of the odor.

Discussion

The phenomenon of imprinting has been described for many different behavioral situations. There are indications that imprinting processes also may play an important role in forming food preferences (e. g. Burghardt and Hess 1966; Hess 1964). One of the best investigated examples was found in rats (Shapiro and Salas 1970; Leon and Moltz 1971, 1972; Leon 1975).

In ferrets acoustical, optical and olfactory cues are important for hunting. In spite the fact that in this carnivore searching for prey can be elicited by odors alone, innate olfactory recognition of prey does not exist. The results suggest rather, that ferrets have to learn how their prey smells. There seems to be an innate age dependent readiness to react to olfactory stimuli with searching behavior. This readiness is most marked in three months old ferrets (Fig. 8), the age when the young animals leave the mother family and start to live solitarily.

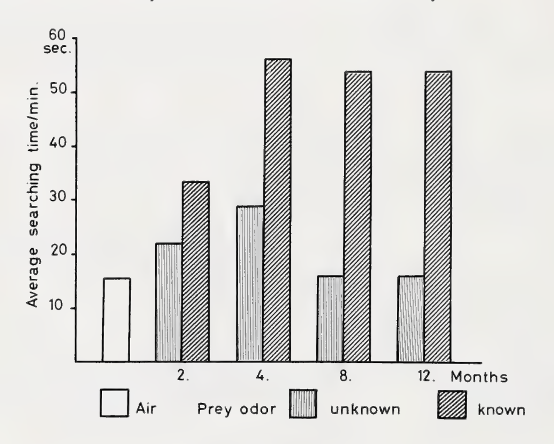


Fig. 8. Age dependent reactivity toward known and unknown odors

When being exposed to prey during this sensitive phase, an imprinting-like process takes place which results in a readiness to respond to this specific prey odor with search behavior throughout the whole life. In this way food preference might become established in ferrets, a phenomenon comparable to that found in e. g. rats.

In adult ferrets, searching behavior can be elicited only by familiar prey odors, unknown odors are not reacted to. The reactions to even two familiar odors are not necessarily the same; preference to a specific prey odor is less due to the length of prior feeding experience but rather due to exposure during a sensitive phase during ontogeny.

Zusammenfassung

Eine sensible Phase für die Entwicklung olfaktorischer Beutebevorzugung beim Frettchen (Mustela putorius f. furo L.)

Die vorliegende Arbeit sollte klären, ob beim Frettchen (*Mustela putorius* f. furo L.) die Bevorzugung eines bestimmten Beutedufts abhängig ist von der Länge der vorhergehenden Fütterungsdauer mit dieser Beute, oder ob dafür der Kontakt während einer sensiblen Phase im Laufe der Ontogenie verantwortlich ist.

Insgesamt wurden 28 Tiere, eingeteilt in drei Gruppen, untersucht. Auf bestimmten Altersstufen wurden die Verhaltensreaktionen jeder Gruppe gegenüber den folgenden Düften überprüft: Küken, Maus, Geraniol, Methylacetat.

Drei Monate alte Frettchen reagieren auf alle Duftstoffe mit Suchverhalten. Füttert man sie in diesem Alter mit einer bestimmten Beute, entwickelt sich eine Beutebevorzugung. Als ausgewachsene Tiere reagieren sie zuverlässig auf eben diesen bestimmten Beutegeruch mit Suchverhalten. Unbekannte Beutedüfte bleiben dagegen unbeachtet.

Literature

Apfelbach, R. (1973): Olfactory sign stimulus for prey selection in polecats (*Putorius putorius* L.) Z. Tierpsychol. **33**, 270—273.

Apfelbach, R.; Wester, U. (1977): The quantitative effect of visual and tactile stimuli on the prey catching behaviour of ferrets (*Putorius furo* L.). Behav. proc. **2**, 187—200.

Bristowe, W. S. (1941): The Comity of Spiders. Vol. II. London: Adlard and Sons.

Burghardt, G. M.; Hess, E. H. (1966): Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina.* Science **151**, 108—109.

Curio, E. (1976): The Ethology of Predation. Zoophysiology and Ecology 7. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1956): Angeborenes und Erworbenes in der Technik des Beutetötens (Versuche am Iltis, *Putorius putorius* L.). Z. Säugetierkunde **21**, 135—137.

— (1963): Angeborenes und Erworbenes im Verhalten einiger Säuger. Z. Tierpsychol. **20**, 705—754.

Etienne, A.; Howland, H. (1964): Elicitation of strikes of predatory insects by projected images and light spots. Experientia **20**, 152—155.

Goethe, F. (1940): Beiträge zur Biologie des Iltis. Z. Säugetierkunde **15**, 180—221.

— (1964): Das Verhalten der Musteliden. Handb. Zoologie **8**, (37), Teil 10, Beitrag 19.

Gossow, H. (1970): Vergleichende Verhaltensstudien an Marderartigen. I. Über Lautäußerungen und zum Beuteverhalten. Z. Tierpsychol. **27**, 405—480.

Hess, E. H. (1964): Imprinting in birds. Science **146**, 1128—1139.

Ingle, J. D. (1971): Prey-catching behavior of anurans toward moving and stationary objects. Vision Res. Suppl. **3**, 447—456.

Kramer, G. (1941): Beobachtungen über das Verhalten der Aaskrähe *Corvus corone* zu Freund und Feind. Festschrift Oskar Heinroth. J. Ornithol. 105—131.

Leon, M. (1975): Dietary control of maternal pheromone in the lactating rat. Physiol. Behav. **14**, 311—319.

Leon, M.; Moltz, H. (1971): Maternal pheromone: Discrimination by pre-weaning albino rats. Physiol. Behav. **7**, 265—267.

— (1972): The development of the pheromonal bond in the albino rat. Physiol. Behav. **8**, 683—686.

Leyhausen, P. (1956): Verhaltensstudien an Katzen. Berlin, Hamburg: Paul Parey.

Payne, R. S. (1962): How the barn owl locates prey by hearing. The Living Bird **1**, 151—159.

Räber, H. (1944): Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder *(Martes foina)* und einem Iltis *(Putorius putorius).* Rev. Suisse Zool. **51**, 293—332.

Schneider, D. (1954): Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren. Biol. Zbl. **73**, 225—282.

Shapiro, S.; Salas, M. (1970): Behavioral response of infant rats to maternal odor. Physiol. Behav. **5**, 815—817.

Wüstehube, C. (1960): Beiträge zur Kenntnis besonders des Spiel- und Beuteverhaltens einheimischer Musteliden. Z. Tierpsychol. **17**, 579—613.

Author's address: Priv.-Doz. Dr. R. Apfelbach, Universität Tübingen, Lehrstuhl Zoophysiologie, Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

Jaguar predation on capybara

By G. B. Schaller and J. M. C. Vasconcelos

New York Zoological Society and Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal

Receipt of Ms. 2. 2. 1978

Abstract

Studied the techniques used by jaguar to kill capybara and noted the effects of predation on a small capybara population in Mato Grosso. Jaguar often used a specific killing bite, puncturing the temporal bones of their victims with the canines. An analysis of 59 kills and other remains revealed that predation was not selective on a particular age class. Jaguar killed 20—30 % of a small population in two months. However, disease — probably trypanosomiasis — first reduced the population to a point where predation could become important. Results indicate that predation had a significant effect by increasing the prey's rate of decline.

Introduction

The predatory behavior of several species of large cats has been studied in recent years (e.g. Schaller 1967, 1972; Hornocker 1970; Eaton 1970; Rudnai 1974), but that of jaguar *(Panthera onca)* remains little known, the available information consisting mainly of anecdotes by such naturalists as Rengger (1830), Krieg (1948), and von Humboldt (1958), and by such hunters as Siemel (1952) and Almeida (1976). While conducting a mammal survey of the Acurizal ranch in the Mato Grosso state of Brazil from June to August 1977, we also collected some data on predation by jaguar on capybara *(Hydrochoerus hydrochaeris)*, a large semi-aquatic rodent. The ranch, 136 sq km in size, lies along the western edge of the Pantanal (17°45'S, 57°37'W), a vast plain part of which is flooded seasonally by the Rio Paraguai and its tributaries. Dominating the ranch is a high ridge covered on its upper slopes by an open woodland and on its lower slopes and base by a mosaic of cattle pastures, thickets, and stands of semideciduous forest with trees up to 20 m tall. Between the high ground and the nearby Rio Paraguai is a flood plain of bays and lakes along whose margins are meadows and gallery forests. However, this area has remained almost wholly inundated since a severe flood in 1974, and now only a narrow grassy beach separates the waterline from the forest on high ground. Capybara often foraged and rested on this beach. Judging by the size and shape of tracks, three jaguar – a male, a female, and an independent subadult – were resident in the northern half of the ranch during our stay. The animals hunted over about 50 sq km of terrain, including the shore line. Although we never saw the nocturnal and shy cats, spoor provided us with information on their activity. Daily during July and almost daily during August we checked the same 8 km of beach for evidence of jaguar predation.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0296 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 296—301

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Predatory behavior

Jaguar subsist on a wide variety of animals (see GUGGISBERG 1975). Our list of prey items from the Pantanal includes cattle, dog, capybara, tapir *(Tapirus terrestris)*, marsh deer *(Blastocerus dichotomus)*, whitelipped peccary *(Dicotyles pecari)*, collared peccary *(Tayassu tajacu)*, La Plata otter *(Lutra platensis)*, night monkey *(Aotus trivirgatus)*, and tortoise (*Geochelone* sp). MILLER (1930) also noted predation on caiman *(Caiman yacare)*, ALMEIDA (1976) on coati *(Nasua nasua)* and ROOSEVELT (1914) on horses. The capybara is one of the most important prey species of jaguar in the Pantanal, as well as in some other parts of South America (KRIEG 1948; VON HUMBOLDT 1958). We examined 11 fresh capybara kills and a number of old ones. One example, based on a reconstruction from spoor at the kill site, conveys how jaguar capture, kill, and dispose of capybara:

A capybara sat about two meters from the water's edge while a female jaguar approached at a walk, screened by a bush. When 15 m from her prey, she broke into a trot. Suddenly aware of its danger the capybara bolted for deep water. However, the jaguar grabbed it within 4 m, in 15 cm of water, and killed it with deep bites in the throat and the back of the head. After moving the carcass ashore, she apparently left her kill to walk back and forth along the beach. She then straddled the capybara's body with her forelegs, and, picking it up in her jaws, dragged it in typical cat fashion across the beach and into the forest for a total distance of 110 m. In a dense stand of saplings she disemboweled the animal, moved it another 3 m, and began to eat, chewing first a hole through the brisket. She consumed part of the chest, the heart, and the liver for a total of about 2 kg. That same night she abandoned the carcass. The remains, those of a subadult male, weighed 15.5 kg.

The jaguar's approach and attack resemble those used by other large cats, but its killing techniques show some distinctive features. Small felids usually kill rats and similar prey with a bite through the nape, wedging their canines between and disconnecting the vertebrae (LEYHAUSEN 1965); large felids such as tiger *(Panthera tigris)* and lion *(Panthera leo)* tend to kill small prey with a bite in the nape or back

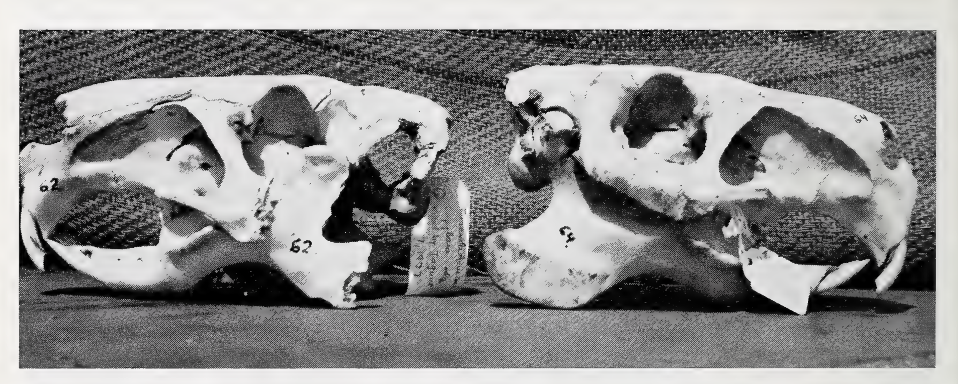
Table 1

Measurements (in kg and cm) of adult jaguar from the Pantanal[1]

Sex	Weight[2]	Total length	Tail length	Cranium: Length (prosthion to basion)	Cranium: Greatest zygomatic width	Comments
Male	105	208.3	62.2	24.7	18.9	—
Male	119	212.1	54.6	24.2	20.0	stomach empty
Male	79.5	196.9	61.0	23.0	18.2	stomach full
Male	93	210.8	63.5	23.8	18.7	calf remains in stomach
Male	92.5	208.0	58.4	23.4	18.7	cattle remains in stomach
Male	80	194.3	66.0	22.0	18.1	stomach empty
Female	75	186.1	59.1	20.9	17.8	stomach full
Female	73	191.8	59.7	21.8	17.6	stomach empty
Female	85	203.2	61.0	22.3	18.1	calf remains in stomach

[1] We are indebted to RICHARD MASON for providing us with these data and for permitting us to measure the skulls. — [2] Weights include stomach contents.

of head, breaking the bones, and large prey by grasping the throat until the victim suffocates (Schaller 1967, 1972). A jaguar attacking a capybara probably resembles a housecat pouncing on a large rat, except that a jaguar may weigh over 90 kg (see Table 1) and the capybara over 25 kg. However, we found no evidence that jaguar attempt to sever the vertebrae of capybara. Instead they orient their bites to the throat and importantly to the posterior part of the cranium. Nine out of 11 fresh kills had been bitten in the braincase. The jaguar seems to take the head into its mouth and with an opposing set of canines bite one or more times until the teeth penetrate the brain. Both sets of canines may be used, and, with bicaninal width being 7–8 cm, tooth punctures may then be found on the neck too. This killing technique is noteworthy in two ways. One is the precision with which the canines are placed. Bites are confined to a small area, usually less than 3×3 cm in size, centered on each temporal bone and the adjoining margins of the occipital and parietal bones (Fig.).



Two capybara killed by jaguar. The skull on the left has a hole in each side of the cranium and a broken zygomatic arch and mandible; the one on the right shows deep tooth marks which fail to penetrate to the brain

On several occasions a jaguar inserted one canine neatly into each ear and penetrated the skull, leaving no visible injuries. The other noteworthy feature is the force of the bite. Not only must the jaguar grasp a skull nearly as large as its own (compare Table 1 with data in the next section), but also penetrate the temporal bone which may be up to 2 cm thick. Of 20 crania with tooth marks in the braincase, canines had penetrated through the bone one or more times on each side in 10 cases, leaving holes of up to 4 cm in diameter, on only one side in 7 cases, and on neither side in 3 cases, there being only chipped bone to attest to the effort. The precise cranial bite was used only on capybara, not on other species, judging by the scattered tooth marks on the skulls and vertrebrae of some peccary and cattle kills we examined.

Nine out of 11 fresh kills had been so deeply and forcefully bitten into the throat that either one or both of the zygomatic arches and the posterior margins of the mandible were chipped or broken. Either the throat or head bite could have killed most capybara. A subadult jaguar was apparently unable to penetrate the skull of its victim and, after leaving superficial wounds there, seemed to have strangled it.

After killing a capybara, the jaguar drags it to a thicket or other secluded spot. For 11 fresh kills the dragging distance averaged 87 (18–150) m. We examined a kill 7 times before vultures reached it. Twice the jaguar had disposed of the digestive tract by pulling it 2 to 3 m from the carcass. Almeida (1976) stated that jaguar usually begin to eat at the forequarters of their victims, and this we also noted, the ventral surface of the neck, the chest including the liver and heart, and the shoulders

of capybara being consumed first. In contrast, lions tend to begin with the viscera and tigers with the hindquarters. The cats readily abandoned their partially eaten kills even if we had not disturbed them. Of 11 fresh capybara kills found, a jaguar had abandoned the carcass without eating in 2 instances, it ate fewer than 5 kg and left the remains the same night in 3 instances, and it remained with the kill for 2 to 3 days in 4 instances. One jaguar failed to stay a second night after we disturbed it, and at two sites the evidence was not clear. Perhaps jaguar often fail to guard their kills because prey is fairly common in the Pantanal. For instance, the female jaguar killed a capybara one night, she took the lungs of a cow which we had hung as bait in a tree two nights later, and she killed a second capybara the following night. Jaguar made no attempt to hide kills by covering them with branches or grass even though vultures rapidly strip unguarded carcasses, in contrast to tiger (Schaller 1967) and puma *(Felis concolor)* (Hornocker 1970) which show such behavior.

Age, sex, and condition of kills

Based mainly on the sequence with which cranial sutures ossify, Ojasti (1973) divided Venezuelan capybara into several age classes. We follow his method with minor modifications. In classes I and II, both consisting of young fewer than 10 months old, the condilo-basioccipital, presphenoid-basisphenoid, exoccipital-supra-occipital, and basioccipital-basisphenoid sutures are open. By class III, when animals are roughly 14 months old, the condilo-basioccipital suture has ossified. Thereafter one more suture closes with each age class in the order listed above until all are ossified in class VI. According to Ojasti (1973), capybara attain sexual maturity at the age of about 1$^{1}/_{2}$–2 years. Thus classes IV, V, and VI consist of adults. Skull measurements show that class IV animals have almost reached their full size. The average length (prosthion — basion) of class IV capybara is 18.4 (18.1–18.7) cm, of class V 18.9 (17.2–20.3) cm, and of class VI 19.6 (17.6–20.3) cm; and the greatest zygomatic width of class IV is 12.8 (12.4–13.0) cm, of class V 13.2 (12.5–14.0) cm, and of class VI 13.5 (12.2–14.4) cm.

Table 2 shows the ages of jaguar kills. To ascertain whether jaguar prey selectively on certain age classes we compare the kill figures with two other samples. One consists of skulls found in a poachers' camp in the Caracará Biological Reserve adjoining Acurizal on the other side of the Rio Paraguai. Poachers presumably kill at random. The other sample contains animals dead of disease and unknown causes including probably a few kills which we failed to recognize as such. All 3 samples are similar in that deaths occurred mainly among adults: only 5 out of 77 animals were subadult. To explain this, one could hypothesize that young avoid predation and disease, that the fragile skulls of young are eaten or disintegrate easily, or that subadults comprise only a small percentage of the living population. We have evidence to support the last-named point. Although litters average 4 young and a female may have 1.5 litters per year (Ojasti 1973), there were few young in the

Table 2

Ages of capybara killed by jaguar, disease, and poachers, expressed in percent

Age class	Jaguar kills	Mainly disease deaths	Poached animals
I	—	2.7	—
II	—	—	11.1
III	4.5	2.7	—
IV	9.1	10.8	11.1
V	31.8	27.0	16.1
VI	54.5	56.8	61.1
Sample size	22	37	18

Acurizal region. Of the 30—35 capybara using our census area only one female had offspring at heel, a single young which we saw just once. Thus our predation figures reflect the age groups of capybara available to jaguar rather than selection for adults.

There were 4 males, 6 females, and one unidentified individual among the fresh kills. One out of the 11 kills was in poor condition.

Effects of predation

We attempted to assess the impact of jaguar on capybara at Acurizal. Capybara concentrated on the beaches in early July with the retreat of the flood waters and the appearance of a new growth of grass. At that time we repeatedly encountered certain individuals and small groups along our 8 km census route, and we identified 26. A few others also used the beach, raising our estimate to 30—35, about a third of the population on the whole ranch. Jaguar killed 7 (20—23 %) capybara in our sample population during July but none during August when capybara spent less time on the beaches and jaguar hunted there less often. Jaguar obviously had a significant impact on this small population.

These results must be viewed in a historical perspective. Many hundred capybara existed at Acurizal until 1974 according to the local inhabitants. In that year a severe flood submerged most of the preferred capybara habitat, the grassy margins of lakes and rivers, and the animals crowded onto the remaining beach until "it was black with capybara", in the words of one resident. We were told that disease then decimated the animals. Judging by the fact that many horses died at the same time, the disease was equine trypanosomiasis (*Trypanosoma* sp.). Capybara are well known natural hosts of these trypanosomes and when experimentally infected they died within 15—20 days (Ojasti 1973). Disease still had an effect in 1977, well after the population had been drastically reduced. Of the 30—35 capybara in our sample, 4 (11—13 %) were near death, being emaciated and covered with sores, and 2—3 others were also in poor condition. Two were subsequently found dead. Thus disease was probably as important a mortality factor as predation, and the combination of the two reduced our sample population by about a third in two months.

The relative impact of predation and disease on the whole Acurizal population can be assessed in another way. We collected 72 capybara skulls on the ranch, the majority of animals that had died in 1976 and 1977. Of these 13 were too dilapidated for analysis. Since jaguar characteristically bite capybara in the head — 9 out of 11, or 82 %, of fresh kills had broken or cracked skulls — death due to jaguar predation can be separated in most instances from that attributable to other causes. Twenty-two skulls represented kills and 37 disease and other deaths. Assuming that about a fifth of the skulls in the latter category consisted of undetected kills, then our sample actually contained 29 kills and 30 disease deaths. The results confirm our direct observations that predation and disease affected the population about equally in 1976 and 1977. The impact of these two factors was accentuated by the capybara's poor reproductive success. Most of the population consisted of adults in the oldest age class (see Table 2), indicating that few young had survived in recent years to offset other forms of mortality. In conclusion, habitat loss and disease in 1974 caused not only a major decline in the population but somehow also had an adverse effect on reproduction. These factors still influenced the population in 1977. Jaguar predation had a significant effect on the remnants by increasing the rate of their decline. But whether predation merely affected animals soon doomed to die of disease anyway, or whether it actually depressed the population to a level lower than it would have maintained in the absence of jaguar remains unknown.

Acknowledgements

Our research is supported mainly by the New York Zoological Society, the National Science Foundation, and the National Geographic Society. For local assistance we are indebted to the Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal and the Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza. R. Mason, T. Almeida, P. B. Siqueira, M. and E. Schaller, P. Crawshaw, and M. Ferreira helped us in various ways.

Zusammenfassung

Wasserschweine als Beute des Jaguars

Wasserschweine gehören zu den wichtigsten Beutetieren der Jaguare im Mato Grosso. Aus Spuren und von Tötungsplätzen konnten wir entnehmen, wie Jaguare Wasserschweine anpirschen, fangen, töten und fressen. Auffallend war ein besonderer Tötungsbiß, bei dem der Jaguar mit den Eckzähnen die Knochen in der Ohrregion des Opfers durchsticht. Untersuchungen an Beutetieren zeigten, daß Jaguare nicht Wasserschweine eines besonderen Alters bevorzugen. Binnen 2 Monaten töteten Jaguare 20—30 % der Tiere einer kleinen Wasserschweinpopulation. Diese war jedoch zuvor durch Krankheit, wahrscheinlich Trypanosomiasis, erheblich reduziert worden. Außerdem konnte unzureichende Vermehrung festgestellt werden. In dieser Situation hatte der Beutefang durch Jaguare einen bedeutenden Einfluß auf die Überreste der Population, da er deren Niedergang beschleunigte.

Literature

Almeida, A de (1976): Jaguar hunting in the Mato Grosso. England: Stanwill Press.

Eaton, R. (1970): The predatory sequence, with emphasis on killing behavior and its ontogeny, in the cheetah (*Acinonyx jubatus* Schreber). Z. Tierpsych. **27**, 492—504.

Guggisberg, C. (1975): Wild cats of the world. New York: Taplinger.

Hornocker, M. (1970): An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. Wildl. Monogr. No. 21, The Wildlife Soc.

Humboldt, A. von (1958): Vom Orinoko zum Amazonas. Wiesbaden: F. A. Brockhaus.

Krieg, H. (1948): Zwischen Anden und Atlantik. München: Carl Hanser.

Leyhausen, P. (1965): Über die Funktion der relativen Stimmungshierarchie. Z. Tierpsych. **22**, 412—494.

Miller, F. (1930): Notes on some mammals of southern Matto Grosso, Brazil. J. Mammal. **11**, 10—22.

Ojasti, J. (1973): Estudio biologico de chiguire o capibara. Caracas: Fondo Nac. Invest. Agropecuarias.

Rengger, J. (1830): Naturgeschichte der Saeugethiere von Paraguay. Basel: Schwerghausersche Buchhdlg.

Roosevelt, T. (1914): Through the Brazilian wilderness. New York: Scribner's.

Rudnai, J. (1974): The pattern of lion predation in Nairobi Park. E. Afr. Wildl. J. **12**, 213—225.

Schaller, G. (1967): The deer and the tiger. Chicago: Univ. Chicago Press.

— (1972): The Serengeti lion. Chicago: Univ. Chicago Press.

Siemel, S. (1952): The jungle was my home. Natl. Geogr. **52**, 695—712.

Authors' addresses: Dr. George B. Schaller, New York Zoological Society, Bronx Park, New York. N. Y. 10460, USA; and José Manuel C. Vasconcelos, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Palacio do Desenvolvamento, Brasilia, Brazil

Kreuzungsversuche zwischen Labor-Hausmäusen und *Mus spretus* aus Portugal

Von H.-J. Pelz und J. Niethammer

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 23. 5. 1978

Seit E. und H. Schwarz (1943) werden die Hausmäuse Südwesteuropas und der Atlasländer als eine Art mit einer kurzschwänzigen, freilebenden Unterart (*Mus musculus spretus*) und einer sympatrischen, langschwänzigen Kommensalform (überwiegend *Mus musculus brevirostris*) aufgefaßt. Dieser Fall verlangt nach einer Überprüfung, weil die Existenz nur ökologisch und nicht zugleich auch geographisch getrennter Unterarten zu Recht angezweifelt wird. Nicht nur konstante, sich wenig überschneidende morphologische Merkmale, sondern auch damit korrelierte Isoenzym-Unterschiede (Britton et al. 1976) weisen darauf hin, daß *spretus* und *brevirostris* verschiedenen Biospezies angehören. Kreuzungsversuche zwischen beiden Formen wurden unseres Wissens bisher nicht unternommen. Da die Labormaus von *Mus musculus domesticus* abzuleiten und dieser mit dem mediterranen *Mus musculus brevirostris* sicherlich artgleich ist (auch die Enzym-Untersuchungen von Britton et al. 1976 deuten darauf hin), können zur Prüfung der Fertilität zwischen *brevirostris* und *spretus* anstelle von *brevirostris* auch Labormäuse eingesetzt werden.

Am 5. 9. 1976 fing ich (H.-J. Pelz) in der Serra de Monchique nahe Monchique (Südportugal, Algarve) ein ♂ von *Mus spretus*. In Bonn hielt ich es vom 15. 9. 1976 an mit einem Labormaus-♀, das am 20. 10. 1976 8 Junge (3 ♂, 5 ♀) zur Welt brachte. F1-Paarungen blieben ohne Nachwuchs: Bei 3 vom 15. 12. 1976 bis zum 17. 2. 1977 getrennt gehaltenen Geschwisterpaaren stellten sich keine Jungen ein. Dagegen waren innerhalb dieser Zeit 2 Ansätze von Rückkreuzungen zwischen den beiden überzähligen F1-♀ und Labormaus-♂ fruchtbar. Paar 1 hatte am 16. 1. und 12. 2. 1977, Paar 2 am 15. 1. und 13. 2. 1977 Nachkommen. Darauf wurden auch die übrigen F1-♀ mit Labormäusen verpaart und brachten sämtlich Junge zur Welt. Bis Mitte Juli 1977 hatten die 5 F1-♀ zusammen 22 Würfe zu 2–9 ($\bar{x}$ = 6,1) Jungen. Hingegen blieben die etwa ein Jahr lang mit Labormaus-♀ zusammengesetzten F1-♂ weiterhin ohne Nachkommen.

Das Ergebnis von Paarungsansätzen mit Rückkreuzungstieren bei mindestens 5 Monaten Dauer ist aus Tab. 1 zu ersehen. Auch hier waren alle ♀ fertil, die ♂ mit einer Ausnahme steril. Die zu den bisher behandelten Ansätzen nicht benötigten Wurfgeschwister der Rückkreuzungen wurden beisammengelassen. Nur in 2 der 22 Gruppen fielen Junge in zusammen 3 Würfen (2, 3 und 4 Exemplare, im Mittel also nur die Hälfte der Wurfgröße mit Labormäusen verpaarter F1-♀).

Das histologische Bild der Hoden von Kreuzungs-♂ ergab, daß bei der Mehrzahl Spermien entweder ganz fehlten oder deutlich vermindert waren (Abb. 1 und Tab. 2). Normal wirkende Hoden von Kreuzungstieren waren im Mittel etwas schwerer als solche von 9 Labormäusen ($\bar{x}$ = 193 mg) und deutlich schwerer als Hoden von

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0302 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 302—304

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Tabelle 1

Ergebnis der Kreuzungsversuche zwischen Labormäusen und *Mus spretus*

Angegeben ist die Anzahl von angesetzten Zuchtpaaren und die Anzahl von Paaren, die Nachkommen hatten

♂	♀	Anzahl	davon fruchtbar
spretus	Labormaus	1	1
F1	Labormaus	3	0
Labormaus	F1	5	5
Rückkreuzung	Labormaus	5	1
Labormaus	Rückkreuzung	4	4
Rückkreuzung	Rückkreuzung	7	0

Tabelle 2

Histologisches Bild der Hoden von ♂ aus der Kreuzung zwischen Labormäusen und *Mus spretus* (Mindestalter 3 Monate)

Der Zustand „keine Spermien" entspricht Abb. 1 B, „Spermienmenge normal" Abb. 1 A

Befund	F1	Rückkreuzung	Gewicht in mg
keine Spermien	2	8	90—110 (114)
wenige Spermien	1	12	90—260 (180)
Spermienmenge normal	—	10	110—300 (221)

Kreuzungstieren ohne oder mit nur wenigen Spermien. Soweit Spermien fehlten, waren auch Spermatiden oder Spermatozyten 2. Ordnung nicht zu erkennen. Daraus ist zu schließen, daß die Störungen der Spermiogenese während der Meiose auftraten.

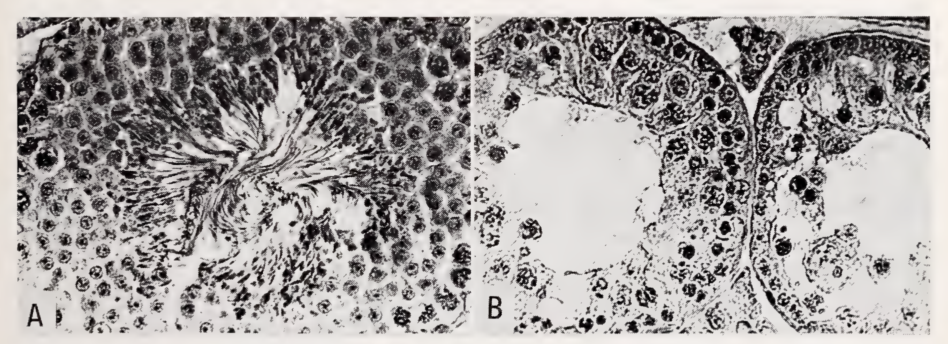


Abb. 1. Schnitte durch Hodentubuli von *Mus.* A = Labormaus, 4 Monate; B = Rückkreuzung *spretus* × Labormaus mit Labormaus, 3 Monate. A entspricht dem Zustand „Spermien normal", B „keine Spermien" in Tab. 2

Diskussion

Sollte der vorliegende, nur auf einem ♂ von *Mus spretus* beruhende Befund allgemein gelten, wäre die Fertilität zwischen *Mus musculus* und *Mus spretus* im Labor in ähnlicher Weise eingeschränkt wie die zwischen den Rötelmäusen *Clethrionomys glareolus* und *C. rutilus* (Spannhof 1970) oder den Kurzohrmäusen *Microtus*

(Pitymys) duodecimcostatus und *M. mariae* (Winking 1976). Im Freiland sind weder bei Rötelmäusen noch bei den Kurzohrmäusen Bastarde gefunden worden. In beiden Fällen werden die verwandten Formen daher als Angehörige verschiedener Arten angesehen. Auch zwischen *Mus musculus* und *Mus spretus* sind bisher Bastarde im Freiland nicht nachgewiesen. Wenn Niethammer (1956) von 40 Hausmausbälgen aus der Provinz Algarve in Portugal 8 nicht einwandfrei einer der beiden Gruppen zuordnen kann, besagt dies nicht, daß es sich um Bastarde handelte. Die Schwierigkeit kann auch durch die recht grobe Meßweise des Sammlers oder tatsächliche Überschneidung der Variationsbreite äußerer Merkmale der beiden Formen verursacht sein.

Wir glauben daher jetzt, daß *Mus musculus* und *Mus spretus* zwar als nahe Verwandte, aber doch getrennte Biospezies anzusehen sind. Dies ist insofern bemerkenswert, als in Osteuropa *Mus spretus* recht ähnliche, ebenfalls kurzschwänzige Freilandformen der Hausmaus leben (*M. m. musculus, M. m. spicilegus*), die aber zur langschwänzigen Kommensalform allopatrisch sind und mit ihr eine Hybridenzone ausgebildet haben (z. B. Zimmermann 1949; Selander 1970), also zu *Mus musculus* zu rechnen sind. Daher erscheint Vorsicht bei der Gruppierung ausschließlich nach äußeren Merkmalen am Platze. So muß auch geprüft werden, ob die kurzschwänzigen südeuropäischen und nordwestafrikanischen Hausmäuse, was weiterhin wahrscheinlich ist, zur selben Art gehören. Dies ist für die Nomenklatur wichtig (Typus-Fundort von *Mus spretus* in Algerien).

Literatur

Britton, J.; Pasteur, N.; Thaler, M. L. (1976): Systématique biochimique. Les Souris du midi de la France: caracterisation génétique de deux groupes de populations sympatriques. C. R. Acad. Sc., Paris, **283**, 515—518.

Niethammer, J. (1956): Insektenfresser und Nager Spaniens. Bonn. zool. Beitr. **7**, 249—295.

Schwarz, E.; Schwarz, H. K. (1943): The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus. J. Mammal. **24**, 59—72.

Spannhof, L (1960): Histochemische Untersuchungen zur Sterilität bei männlichen Säugerbastarden (Artkreuzung der Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus* × *Cl. rutilus).* Zool. Anz., Suppl. **23**, 99—107.

Selander, R. K. (1970): Biochemical Polymorphism in Populations of the House Mouse and Old-field Mouse. In: Berry, R. J.; Southern, H. N. (Eds.), Variation in Mammalian Populations. Sympos. Zool. Soc. London Nr. 26. London: Academic Press, 73—91.

Winking, H. (1976): Karyologie und Biologie der beiden iberischen Wühlmausarten *Pitymys mariae* und *Pitymys duodecimcostatus.* Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **14**, 104—129.

Zimmermann, K. (1949): Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Hausmäuse. Zool. Jb. (Systematik) **78**, 301—322.

Anschrift der Verfasser: Hans-Joachim Pelz und Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut der Universität, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Observations on homing ability of some insectivorous bats

By A. Wason

Department of Zoology, University of Jodhpur, Jodhpur, India

Receipt of Ms. 14. 6. 1978

The homing ability in four species of insectivorous bats, viz., *Rhinopoma microphyllum* (Brunnich), *R. hardwickei* Gray, *Taphozous perforatus* Geoffroy and *Hipposideros fulvus* Andersen, was studied from May 1976 through December 1977 at Jodhpur, located on the eastern fringe of the Great Indian desert between 26° 18' N latitude and 73° 8' E longitude and 241 m above the sea level.

The bats were collected from the following three localities around Jodhpur: 1. Mandore — A rock garden situated about 10 km north of Jodhpur. Bats inhabit an underground tunnel 180 m long and 4—6 m wide. 2. Bhimbharak — A natural cave about 13 km west of Jodhpur. 3. Udaimandir — An urban area about 2 km from Jodhpur. Bats inhabit an old deserted building.

The bats for homing experiments were marked with a luminous enamel paint. No banding was done.

The results, summarised in the Table, indicate that of the four bat species studied, *R. microphyllum* appears to be endowed with the best homing ability, and *Hipposideros fulvus* the least. Compared to *R. microphyllum* the homing ability in *R. hardwickei* and *Taphozous perforatus* was *considerably* low.

The homing ability in Chiroptera has been discussed by many authors (Ryberg 1947; Smith and Goodpaster 1958; Havekost 1960; Hassell 1963). Their results have been reviewed in detail by Davis (1966) and Griffin (1970). In the

Homing ability in different species of bats of Jodhpur

Home site	Release of bats			Recovery of bats No. recovered				Total homing %
	Date	Number	Distance in km from home site	1st day after release	2nd day after release	3rd day after release	Total	
			Rhinopoma microphyllum					
Bhimbharak	20th July 1976	26	14	17	2	—	19	73.1
Udaimandir	12th Sep. 1976	34	20	13	3	1	17	50.0
Udaimandir	20th Sep. 1976	37	26	9	—	1	10	27.0
Udaimandir	2nd Sep. 1977	11	45	—	—	1	1	9.1
			Rhinopoma hardwickei					
Bhimbharak	1st Jan. 1977	12	12	4	2	—	6	50.0
Bhimbharak	4th Mar. 1977	15	20	—	1	1	2	13.3
			Taphozous perforatus					
Mandore	10th Dec. 1977	30	12	7	2	2	11	36.7
Mandore	19th Dec. 1977	25	18	1	1	1	3	12.0
			Hipposideros fulvus					
Bhimbharak	10th Aug. 1977	7	6	—	—	—	—	0.0

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0305 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 305—306

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

present study it was observed that the homing ability in bats reflected an inverse proportionality to the distance where it was released. Hassell (1963) reached the same conclusion with *Myotis sodalis* and reported that beginning with 44 % returns at the smallest distance, 19 km, the percentage went down to one at 212 km and zero beyond it.

The longest flight back home in our studies was 45 km by one *Rhinopoma microphyllum*, 20 km for *R. hardwickei* and 18 km for *Taphozous perforatus*. The longest known homing flight, 724 km, was recorded for *Eptesicus fucus* (Smith and Goodpaster 1958, quoted by Griffin 1970).

It has been observed that migratory bats usually have better homing ability. Among the bats studied by us *R. microphyllum* is by far the best migrant and, therefore, it is not surprising that it also possesses very superior homing ability.

Acknowledgements

Thank are due to Dr. S. D. Misra, Professor and Head, Department of Zoology, University of Jodhpur, for providing research facilities, to Dr. Sylvester Johnson, of the same Department, for helpful suggestions, and to the University of Jodhpur for providing financial assistance for the research work.

References

Davis, R. (1966): Homing performance and homing ability in bats. Ecol. Monogr. **36**, 201—237.
Griffin, D. R. (1970): Migration and homing of bats. In: Biology of bats. Ed. by W. A. Wimsatt. New York, London: Acad. Press. Vol. **1**, 233—264.
Hassell, M. D. (1963): A study of homing in the Indiana bat, *Myotis sodalis*. Trans. Ky. Acad. Sci. **24**, 1—4.
Havekost, H. (1960): Die Beringung der Breitflügelfledermaus im Oldenburger Land. Bonner Zool. Beitr. **11**, 222—233.
Ryberg, O. (1947): Studies on Bats and Bat Parasites. Svensk Natur. Stockholm.
Smith, E.; Goodpaster, W. (1958): Homing in nonmigratory bats. Science **127**, 644.

Author's address: Anil Wason, Department of Zoology, University of Jodhpur. Jodhpur — 342 001 India

Description of a new species of shrew of the genus *Crocidura* (Mammalia: Insectivora: Soricidae) from southwestern Iran

By R. W. Redding and D. M. Lay

Receipt of Ms. 13. 7. 1978

Four species of the genus *Crocidura* Wagler, 1832, i. e. *C. russula* Hermann, *C. leucodon* Hermann, *C. suaveolens* Pallas and *C. zarudnyi* Ognev, have been sampled in Iran and Iraq (Hatt 1959; Lay 1967; Nader 1969; Anděra 1972). Seven specimens collected in 1971 and 1973 at three localities in Khuzistan Province, south-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4305-0306 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 306—310

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

western Iran, have been assigned to this genus on the basis of unpigmented teeth, elongated bristles on the tail, and the presence of only three upper unicuspids (cf. ELLERMAN and MORRISON-SCOTT 1951). These specimens form a morphologically cohesive group that represents an undescribed species.

Order Insectivora — family Soricidae

Crocidura susiana, new species

Holotype

University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ) number 120206; adult male preserved in alcohol with the skull extracted and cleaned. Collected January 26, 1971, by R. W. REDDING from Iran, Khuzistan Province, 8 km south-southwest of Dezful (32° 19' N., 48° 21' E.). This locality is a tomb-garden complex known as Imamsadeh 'Ibin Jaffar.

Paratypes

Six additional specimens, UMMZ 120207, 120243, and 121121—23 and RWR 526 (field number). The last specimen is in the collection of the National Museum of Natural History of Iran, Teheran. All specimens are preserved as skins and skulls except UMMZ 120207 and 120243, which are in alcohol the latter with the skull extracted.

UMMZ 120243 was collected near a slough outside Qali Wand, a village 9 km south of Dezful. UMMZ 121123 was caught near a backwater channel of the Dez River, about 15 km south-southwest of Dezful. All other specimens were captured at the same locality as the Holotype.

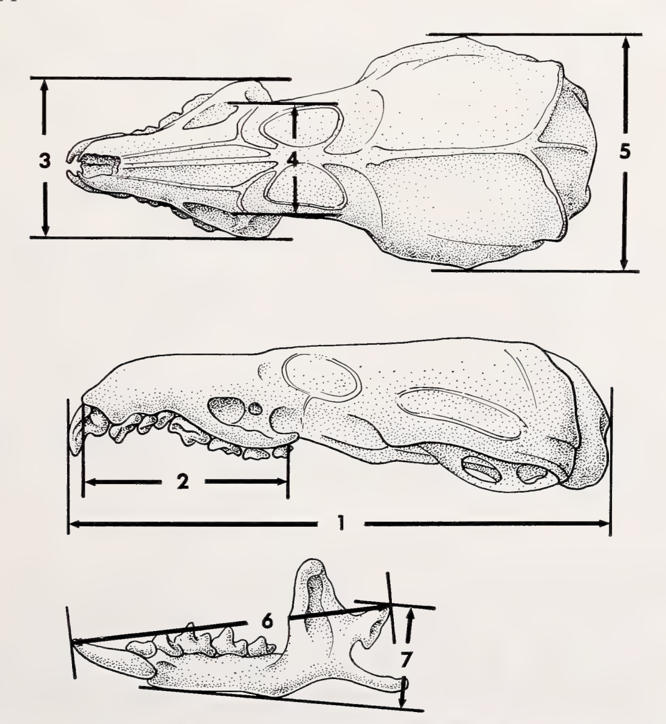


Fig. 1. Cranial measurements. 1 = condylo-incisive length; 2 = upper tooth row length; 3 = greatest width of maxilla; 4 = least interorbital width; 5 = greatest width of braincase; 6 = mandible length; 7 = height of articular condyle

Measurements of the holotype of *C. susiana* and samples of five species of *Crocidura*
(mean and range; localities given in text)

Measurements (in mm)	*C. susiana* (holotype)	*C. susiana* (n = 4—7)	*C. russula* (n = 37—42)	*C. suaveolens* (n = 12—13)	*C. zarudnyi* (n = 7)	*C. leucodon* (n = 6—8)
Total length	148	138.2 (134—148)	113.7 (101—126)	99.8 (91—108)	107.6 (101—116)	117.9 (105—126)
Tail length	63	58.6 (56—63)	43.2 (35—51)	35.5 (32—39)	44.9 (40—50)	41.7 (38—46)
Hindfoot length	16	15.6 (15—16.5)	13.6 (11—15)	12.5 (11.5—14)	12.6 (12—14)	14.2 (13—15)
Ear height	9	8.9 (8.5—9)	9.0 (7—11)	8.8 (8—9)	9.4 (8—10.5)	9.2 (9—10)
Condylo-incisive length	20.55	20.72 (20.55—21.01)	18.94 (17.83—19.85)	18.27 (17.62—18.84)	18.32 (17.67—18.94)	20.83 (20.12—21.30)
Upper tooht row length	8.10	7.92 (7.32—8.32)	7.41 (7.01—7.86)	7.16 (7.00—7.46)	6.93 (6.66—7.18)	8.27 (8.01—8.62)
Greatest width of maxilla	5.73	5.94 (5.73—6.35)	5.60 (5.17—5.98)	5.39 (5.20—5.77)	5.39 (5.15—5.70)	6.26 (5.95—6.68)
Least interorbital width	4.31	4.35 (4.24—4.44)	4.08 (3.83—4.37)	3.90 (3.71—4.22)	3.86 (3.68—3.97)	4.47 (4.11—4.71)
Greatest width of braincase	9.24	9.25 (9.01—9.42)	8.74 (8.38—9.29)	8.23 (8.04—8.54)	8.18 (7.97—8.33)	9.84 (9.55—10.03)
Mandible length	12.56	12.79 (12.56—13.15)	11.63 (10.96—12.30)	11.23 (10.81—11.65)	11.11 (10.67—11.51)	13.11 (12.79—13.53)
Height of articular condyle	3.83	3.78 (3.60—4.05)	3.45 (3.05—3.90)	3.38 (3.14—3.76)	3.29 (2.83—3.52)	3.82 (3.40—4.31)

Measurements

Cranial measurements made as depicted in Fig. 1 are presented in the Table.

Description of holotype

A large shrew. Ratio of tail to head and body length equals 0.74, hindfoot relatively long (see Table). Hair of dorsal pelage 5–6 mm in length, grey with distal 1.0–1.5 mm brown; dorsal pelage uniformily colored Warm Sepia (RIDGWAY 1912). Hair of ventral pelage 4–5 mm in length, grey colored with tips in the abdominal region washed with light grey/white and in the pectoral region with light brown. No sharp demarcation between the dorsal and ventral pelage; tail not bicolored. The parastyle (Jackson 1928:15; the antero-external cusp of HARRISON 1964, and antero-

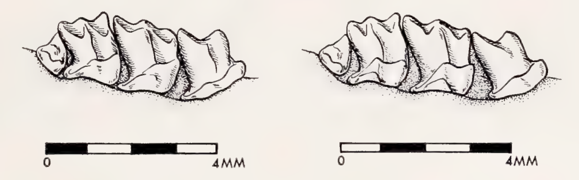


Fig. 2. Lingual view of right upper cheek-tooth row. *Left: Crocidura russala; right: Crocidura susiana*

lateral cusp of ANDĚRA 1972) of upper premolar is large, equaling or exceeding in height the last unicuspid. Protocone of M^1 and M^2 extends posteriorly in a ridge that overlaps the hypocone, passing labially to it, thus, producing a rectangular lingual profile for the anterior two-thirds of each of these (Fig. 2b).

Comparisons

The total length of *C. susiana* exceeds that of the other species occurring in Iran and Iraq (see Table) and places *C. susiana* among the larger species in this genus. A ratio of tail to head and body length exceeding 0.70 separates *C. susiana, C. russula,* and *C. zarudnyi* from *C. leucodon* and *C. suaveolens. C. susiana* can be distinguished from *C. russula* and *C. zarudnyi* by its larger skull and longer mandible. For other differences in cranial measurements, see Table.

The lingual profile of the M^1 and M^2 of *C. susiana* is also distinctive (Fig. 2). The *C. susiana* sample is composed of both young and old individuals. Only in specimens with heavy tooth wear did the lingual profile of individuals of *C. russula, C. suaveolens,* and *C. leucodon* approximate the profile of *C. susiana.* The lingual profile characteristic of *C. susiana* is not the result of age-related wear patterns.

Ecologic data

The Susiana Plain is part of a semi-arid steppe that lies an a piedmont between the Zagros Mountains and an alluvial arid area, the Mesopotamian Plain. The elevation of the Susiana Plain varies between 100 to 300 m. It receives an average of 300 to 400 mm of precipitation per year. Three perennial rivers, the Karun, Karkheh and Dez, transect the plain and the area is extensively irrigated.

All specimens were collected from localities with the following characteristics: 1. running water for most or all of the year; 2. dense grasses; 3. small numbers of trees *(Ziziphus* sp., *Populus* sp. and/or *Tamarix* spp.) one to five meters high. *Mus*

musculus was trapped at all localities. All of the specimens of *C. susiana* were taken in Museum Specials baited with dates, perhaps attracted to insects that collected on the bait.

Material examined

Specimens examined are contained in the collections of the Field Museum of Natural History and the Museum of Zoology, University of Michigan. The *C. russula* sample, n = 42, is composed of specimens from Afghanistan (12), Turkey (11), Iran (18) and Iraq (1). The samples of *C. leucodon,* n = 8, and *C. zarudnyi,* n = 7, are composed of Iranian specimens. *C. suaveolens,* n = 13, is represented by specimens from Afghanistan (11) and Iran (2).

Acknowledgements

The Department of the Environment and National Museum of Natural History of Iran generously provided transportation and services and laboratory space for the portion of this study carried out in Iran. Dr. L. de la Torre loaned specimens from the Field Museum of Natural History in Chicago, Illinois. Support for this work was provided by NSF Grant Soc. 70—02270.

References

Anděra, M. (1972): Notes on White-toothed Shrews from Iraq (Mammalia: Insectivora: Soricidae). Vest. Cs. spol. zool. **36**, 81—88.
Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. London: Brit. Mus. (Natural Hist.).
Harrison, D. L. (1964): The Mammals of Arabia. Vol. I. London: Ernst Benn Ltd.
Hatt, R. T. (1959): The Mammals of Iraq. Mus. of Zool., Univ. of Michigan, Misc. Publ. 106.
Jackson, H. H. T. (1928): A Taxonomic Review of the American Long-tailed Shrews (genera *Sorex* and *Microsorex).* N. Amer. Fauna **51.**
Lay, D. M. (1967): A Study of the Mammals of Iran Resulting from the Street Expedition of 1962—63. Fieldiana Zoology **54.**
Nader, I. A. (1969): Records of the Shrew, *Crocidura russula,* from Iraq. J. Mammalogy **50,** 614—615.
Ridgway, R. (1912): Color Standards and Color Nomenclature. Washington: R. R. Ridgway.

Authors' adresses: R. W. Redding, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48104, USA; D. M. Lay, Department of Anatomy, The University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27514, USA

BUCHBESPRECHUNGEN

Harrison, R. J.; Ridgway, S. H.: **Deep Diving in Mammals.** Durham: Meadowfield Press Ltd. 1976. 51 S., 15 Abb., US $ 7.—.

Nach einer kurzen Darstellung der verschiedenen Untersuchungsmethoden zum Tauchvermögen mariner Säugetiere geben die Verfasser einen knappen Überblick über physiologische und anatoimsche Anpassungen für das Tauchen, während dessen Dauer z. B. eine Brady-

kardie zu beobachten ist. Das Blutgefäßsystem weist bei den Cetacea arterielle, bei den Pinnipedia venöse Retia mirabilia auf. Von den Sinnesorganen sind bei tauchenden Säugetieren der Tast- und Gehörsinn gut entwickelt. Hier kommt es in Anpassung an die unterschiedlichen Druckverhältnisse besonders im Ohrbereich auch zu anatomischen Abwandlungen.

J. Lange, Berlin

Hsu, T. C.; Benirschke, K.: **An Atlas of Mammalian Chromosomes.** Vol. 10. Berlin–Heidelberg–New York: Springer-Verlag 1977. XXII, 324 pp., 68 figs., loose-leaf boxed DM 64,80; US $ 23.80.

Der 1. Band von „An Atlas of Mammalian Chromosomes" erschien vor 10 Jahren, jetzt wird Band 10 als letzter vorgelegt. Dies ist im wissenschaftlichen Fortschritt eine bemerkenswerte Zeitspanne. Vor 10 Jahren war die herrschende Meinung, daß Chromosomenzahlen zur Klärung systematischer Zusammenhänge entscheidende Aussagen zuließen. In einigen Fällen haben sich diese Hoffnungen erfüllt. Aber im Laufe des vergangenen Jahrzehnts ist auch einsichtig geworden, daß Chromosomen so polymorph sein können, daß es höchst schwierig ist, einen solcher Karyotypen als Artstandard herauszustellen. Dazu kommt, daß neue Techniken der Chromosomenforschung ein verändertes Gesicht gaben. Trotzdem bleibt, daß in vielen Fällen Chromosomen auch in systematischer Sicht nützliche Hinweise geben. So ist dieser Atlas von bleibendem Wert. Im 10. Band werden die Chromosomen von 50 weiteren Säugetierarten vorgestellt und Ergänzungen gegeben.

W. Herre, Kiel

Moss, C.: **In freier Wildbahn.** Tierbeobachtungen in Ostafrika. Aus dem Engl. von C. Gack und P. Miotk. Freiburg–Basel–Wien: Herder 1977. 304 S., 48 Phot., 1 Karte, Ln. DM 34,–.

Die Verfasserin legt mit ihrem Buch eine Zusammenfassung der Ergebnisse von Feldstudien aus den letzten 15 Jahren an afrikanischen Großsäugetieren vor. Der Schwerpunkt liegt hierbei auf den ostafrikanischen Formen. Es handelt sich also nicht um einen der üblichen Reiseberichte, sondern um eine wissenschaftlich exakte, aber leicht verständliche Darstellung der Biologie dieser Tiere. Die 7 Kapitel des Buches sind kurze Monographien der wichtigsten Tierarten oder -gruppen: Elefant, Spitzmaulnashorn, Giraffe, Zebras, Antilopen, Paviane, Großkatzen.

Wegen seines flüssigen Stils und der exakten Darstellung ist das Buch allen an der ostafrikanischen Tierwelt Interessierten unbedingt zu empfehlen.

J. Lange, Berlin

Raesfeld F. v.: **Das Rehwild.** 8., völlig neu bearb. Aufl. von A. H. Neuhaus und K. Schaich. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1978. 392 S., 270 Abb., DM 64,–.

Seit mehreren Jahren wird in der Bundesrepublik Deutschland um die Bewirtschaftung einheimischer Hirscharten eine emotionsgeladene und damit vielfach kaum noch sachliche Diskussion ausgefochten. Die Jäger einerseits und Vertreter ökologischer Disziplinen andererseits liegen in zähem Ringen. In dieser Situation ist das Erscheinen des vorliegenden Bandes besonders zu begrüßen. Die Neubearbeiter der 8. Auflage der klassischen Rehwildmonographie von Raesfeld ziehen unter Berücksichtigung neuerer Forschungsergebnisse aus der Sicht des Jägers Bilanz und versuchen, eine Synthese zu erstellen, welche sich auf den reichen Erfahrungsschatz aus der jagdlichen Praxis und auf neu gewonnene wissenschaftliche Einsichten stützt. Das Buch enthält eine große Fülle von wichtigen Daten zur Kenntnis der Lebensweise des Rehes sowie der Vorstellung der Jäger zur Handhabung dieser sehr individuenreichen Hirschart. Es besteht kein Zweifel, daß es auch für den Zoologen eine sehr gewinnbringende Lektüre sein wird.

G. Heidemann, München

Austin, R. C.; Short, R. V. (eds.): **Embryonale und fötale Entwicklung.** Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere. Bd. 2. Pareys Studientexte 7. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1978. 128 S., 44 Abb., 6 Tab., DM 26,–.

Der neue Band der verdienstvollen Serie über „Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere" behandelt in 5 Beiträgen besonders aktuelle und wichtige Kapitel aus der Fortpflanzungs-

physiologie. A. MacLaren berichtet in sehr knapper Form über Furchung, Blastocystenbildung, Implantation bei Pferd, Artiodactyla, Mensch und Maus, Transplantation von Blastocysten und extrauterine Gravidität. Short bringt eine Übersicht über die neuen Ergebnisse zur Frage der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsdifferenzierung. Der Beitrag von G. C. Liggins „Foetus und Geburt" ist ausschließlich physiologisch ausgerichtet und behandelt Wachstum, fötale Atmung und fötale Funktionen (Herz—Kreislauf, Magen—Darmtrakt, Niere, endokrine Organe, Immunologie, Nervensystem, Vorbereitungen der Geburt und Einleitung des Geburtsvorganges). Die kurzgefaßte Zusammenfassung zu diesem Problem ist für den deutschsprachigen Leser von besonderem Wert, da moderne Zusammenfassungen bisher im Schrifttum fehlen. Besonders hervorzuheben ist jedoch vor allem das Kapitel von R. L. Gardner „Manipulation der Entwicklung", in dem die neuen Untersuchungen über experimentelle Eingriffe an der Blastocyste, über Zellverpflanzungen an Mäusekeimen, Chimärenbildung und Zellkerntransplantation berichtet wird. Den Abschluß bildet ein Beitrag von C. R. Austin über Fehlgeburten, über Mißbildungen und deren Ursachen.

Das Buch kann als Einführung und Übersicht zu den genannten Fragen sehr empfohlen werden. Der Untertitel „Embryonale und fötale Entwicklung" ist allerdings irreführend, da Formbildung, Embryonalkörperbildung und Plazentation nicht behandelt werden. Das Buch vermag aber in willkommener Weise die Lehrbücher der Embryologie zu ergänzen.

D. Starck, Frankfurt/M.

Remane, A. †; Storch, V.; Welsch, U.: **Kurzes Lehrbuch der Zoologie.** 3., völlig neubearb. Aufl. Stuttgart – New York: Gustav Fischer 1978. XVI, 533 S., 236 Abb., Gzl. DM 49,–, kart. DM 39,80.

Studienhilfe Zoologie. Arbeitsbuch zu „Kurzes Lehrbuch der Zoologie". 3., neubearb. Aufl. Stuttgart – New York: Gustav Fischer 1977. VI, 122 S., 1001 Fragen und Antworten, DM 14,80.

In dieser 3. Auflage haben die Kieler Autoren eine weitere Neubearbeitung des inzwischen hinlänglich bekannten „Kurzen Lehrbuches der Zoologie" vorgenommen. Die inhaltliche Großgliederung des Stoffes in die beiden Kapitel: Allgemeine Zoologie und Systematische Zoologie wurde beibehalten. Neu gegenüber der 2. Auflage sind: ein einführender Abriß zur Geschichte der Zoologie sowie Kapitel über Larvalentwicklung, Haustiere, biologische Periodik, Schädlingskunde und Populationsökologie. In allen Kapiteln sind die textlichen Ausführungen überarbeitet, teils gekürzt, in mehreren völlig neugeschrieben. Zahlreiche Abbildungen sind ebenfalls durch neue ersetzt. Der Gesamtumfang hat um 40 Seiten zugenommen.

Gleichermaßen überarbeitet wurde der Fragenkatalog der Studienhilfe, welcher eine Kontrolle über erlernten Wissensstoff ermöglicht. Diese moderne Fassung des Remane/Storch/Welsch muß jedem Zoologen empfohlen werden. D. Kruska, Hannover

Reuther, C.: **Der Fischotter, Lutra lutra (Linné, 1758).** Biologie, Status und Schutz am Beispiel des Harzes. Mitt. aus dem Ergänzungsstudium Ökologische Umweltsicherung 3/1977. Hrsg.: Gesamthochschule Kassel, Arbeitsgruppe Ökolog. Umweltsicherung, Witzenhausen. 180 S., 27 Abb., 12 Tab., DM 8,–. Zu beziehen durch: Verband der Umweltingenieure e. V., Nordbahnhofstr. 1a, D-3430 Witzenhausen 1.

Fischotter werden voraussichtlich bereits in wenigen Jahrzehnten in Mitteleuropa ausgerottet sein, wenn nicht unverzüglich Maßnahmen zu ihrer Rettung ergriffen werden. Derartige Maßnahmen sind nur dann sinnvoll, wenn sie gezielt den Umweltansprüchen der Otter entgegenkommen. Diese Ansprüche wiederum sind nur sehr lückenhaft bekannt. Der Autor der vorliegenden Studie hat den verdienstvollen Versuch unternommen, ausgehend von einer sorgfältigen und kritischen Zusammenstellung der bisher bekannten Hinweise zur Otterbiologie, modellhaft — unter Berücksichtigung der gesamteuropäischen Situation — an einem lokalen Beispiel für den Bestandesrückgang verantwortliche Ursachen zu ermitteln und darauf aufbauend Empfehlungen für den Schutz, die Mehrung und Wiederansiedlung von Otterbeständen zu geben. Nicht zuletzt dank der etwa 300 Titel umfassenden Literaturübersicht wird dieser Band zu einem sehr nützlichen Ratgeber. G. Heidemann, München

---

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 178,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 32,60 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Mit drei Beilagen des Verlages Paul Parey

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Vol. 43 (6), 313-384, 1978 ISSN 0044-3468

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

 — Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei GmbH & Co. KG., Uelzen

Z. Säugetierkunde 43 (1978) 6, 313—384
ASTM-Coden: ZSAEA7 43 (6), 313—384 (1978)

Weitere Beobachtungen über syntope Wasserspitzmäuse der Arten *Neomys fodiens* und *N. anomalus*

Von J. Niethammer

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 21. 7. 1978

Abstract

Further observations on syntopic shrews, species Neomys fodiens and N. anomalus

A locality of syntopic occurence of *Neomys fodiens* and *N. anomalus* in the Austrian Alps already dealed with by Niethammer (1977) was studied again in July 1976 and 1977. Both species were distributed in a similar pattern along a brook (Fig. 1 and 2). While in 1975 the stomachs of both species mainly contained aquatic animals they had shifted towards terrestrial food in the subsequent years. In the dry summer 1976 and the moist summer 1977 *N. anomalus* had eaten significantly more terrestrial food than *N. fodiens*. Thus their different adaptation to aquatic habitats became obvious only in somehow extreme or unfavourable conditions.

Both species are compared by some measurements and colour characters. They only contrast in hind foot and tail length, characters adaptive in swimming, while compared with allopatric populations they are similar in size and colour.

Im Juli 1975 hatte ich bei 1000 m NN in der Ramsau bei Schladming am Dachstein in Österreich ein syntopes Vorkommen von *Neomys fodiens* und *N. anomalus* entdeckt (Niethammer 1977). Dies Vorkommen konnte ich auch 1976 und 1977 um die gleiche Jahreszeit weiter untersuchen mit dem Ziel, die ursprünglichen Beobachtungen abzusichern und den Zustand mehrerer Jahre zu vergleichen.

Material und Methode

An der schon 1975 besammelten, etwa 300 m langen Bachstrecke wurden vom 26. 7. bis 1. 8. 1976 und vom 21. 7. bis 26. 7. 1977 in Abständen von 4 m für jeweils 3 Tage Schlagfallen gestellt, die morgens und abends kontrolliert wurden. Für jedes Tier wurde der Bachabschnitt, von dem es stammte, registriert. Die Spitzmäuse wurden vermessen, gewogen, auf ihren Fortpflanzungszustand untersucht und teils sofort gebalgt, teils in Alkohol konserviert. In jedem Fall wurden die Mägen mit Inhalt in Alkohol aufbewahrt und später zur Nahrungsanalyse ausgewertet. 1977 habe ich außerdem an verschiedenen Stellen unter Steinen, aus Moospolstern und Genist Proben der Bachfauna entnommen.

Ergebnisse

Häufigkeit, Verteilung und Zusammensetzung der Populationen

Das Fangergebnis der drei Jahre zeigt Tab. 1. Danach waren beide Arten auch 1976 und 1977 vorhanden. *N. fodiens* war vor allem 1976 zahlreicher als 1975, *N. anomalus* 1976 so häufig wie 1975, 1977 aber relativ selten. Die Verteilung der Angehörigen beider Arten ergibt sich aus Abb. 1.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0313 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 313—321

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

Tabelle 1

Fangzahlen von Spitzmäusen am annähernd gleich langen Bachabschnitt in der Ramsau 1975—1977, jeweils Ende Juli

Dichte in Anzahl Spitzmäuse je 100 Fallentage

Jahr	Fallennächte	*N. fodiens*		*N. anomalus*		*S. alpinus*		gesamt Spitzmäuse	
		Zahl	Dichte	Zahl	Dichte	Zahl	Dichte	Zahl	Dichte
1975	200	9	4,5	12	6,0	0	0	21	10,5
1976	330	26	7,9	20	6,1	3	0,9	49	14,8
1977	370	24	6,5	7	1,9	4	1,1	35	9,5

Danach scheinen sich beide Arten am Bach nicht kleinräumig auszuschließen, sondern in der Dichte parallel zu variieren. Wo *N. fodiens* häufig auftritt, ist meist auch *anomalus* häufig, und an den Abschnitten 5 bis 7 werden beide Arten spärlich. Diese eher gleichgerichtete Häufigkeitsschwankung folgt auch aus Abb. 2. Bereits 1975 schien

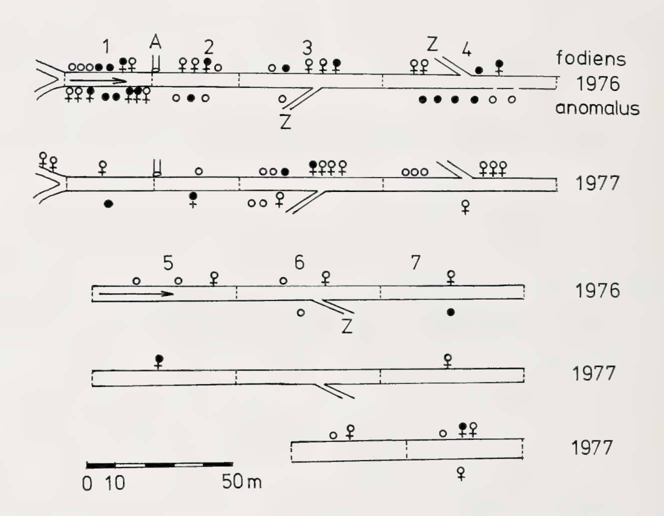


Abb. 1. Verteilung der *Neomys*-Fänge 1976 und 1977 auf verschiedene Bachabschnitte (Zahlen 1—7, Grenzen Strichellinien). Über dem Bachschema sind die *N. fodiens,* darunter die *N. anomalus* des betreffenden Abschnitts eingetragen. Offene Kreise Jungtiere, geschlossene Adulte, mit + ♀, sonst ♂. Pfeile geben Fließrichtung an. A ein Abwasser-Zufluß, Z kleine Seitenbäche. Zwischen den Abschnitten 4 und 5 ein 150 m langer, nicht untersuchter Bachteil. Das in der letzten Zeile dargestellte Stück wurde nur 1977 abgefangen

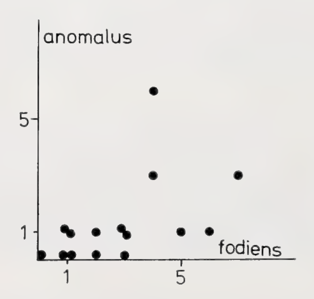


Abb. 2. Beziehung zwischen den an einem bestimmten Bachabschnitt und in einem bestimmten Jahr (s. Abb. 1) gefangenen Anzahlen von *Neomys fodiens* und *N. anomalus*

Tabelle 2

Anzahl der während des ersten Fangtages (I) und später (II) gefangenen *Neomys*

	1976			1977			1975—1977		
	I	II	I %	I	II	I %	I	II	I %
Neomys fodiens	17	9	65	14	10	58	37	22	63
Neomys anomalus	8	12	40	1	6	14	11	28	28

Tabelle 3

Gliederung der *Neomys* aus der Ramsau nach Alter und Geschlecht

Als adult werden ♂ mit mehr als 5 mm messenden Hoden und ♀ mit erweitertem Uterus eingestuft

	Neomys fodiens			*Neomys anomalus*		
	1976	1977	1975—1977	1976	1977	1975—1977
adulte ♂	4	1	5	8	1	14
adulte ♀	4	3	9	3	1	8
semiadulte ♂	8	8	21	6	2	11
semiadulte ♀	10	11	23	3	3	6

Tabelle 4

Vergleich von Alters- und Geschlechterverhältnis bei *Neomys fodiens* und *N. anomalus* in der Ramsau, 2. Julihälfte 1975—1977

1 : 2	*Neomys fodiens*		*Neomys anomalus*		X^2	p (%)
	1 : 2	1 (%) von 1+2	1 : 2	1 (%) von 1+2		
adulte : semad.	14 : 44	24	22 : 17	57	10,4	0,5— 0,1
ad. ♂ : ad. ♀	5 : 9	36	14 : 8	64	2,7	10 — 5
semad. ♂ : semad. ♀	21 : 23	48	11 : 6	65	1,4	25 —10
alle ♂ : allen ♀	26 : 32	45	25 : 14	64	3,5	10 — 5

es, als würden zu Anfang eher *N. fodiens,* später mehr *N. anomalus* gefangen, was dafür sprach, daß der Bachrand von *fodiens* besetzt ist und *anomalus* nach Entfernen von *fodiens* besser Fuß faßt. Dies bestätigte sich auch für die folgenden Jahre (Tab. 2). Insgesamt wurden 63 % aller *N. fodiens,* aber nur 28 % aller *N. anomalus* am ersten Fangtag erbeutet. Der Unterschied ist bei $p \leqq 1$ % signifikant (Chi-Quadrat-Test).

Die Gliederung nach dem Geschlecht und Alter ergibt sich aus den Tab. 3 und 4. Bei *anomalus* sind gesichert mehr adulte, geschlechtsreife Tiere am Bachabschnitt gefangen worden als bei *fodiens.* Außerdem überwiegen — allerdings nicht gesichert — bei *fodiens* in beiden Altersklassen eher die ♀, bei *anomalus* die ♂.

Fortpflanzung

Insgesamt waren von 9 adulten *fodiens*-♀ 3, von 8 *anomalus*-♀ 2 gravid:

fodiens	18. 7. 1975	7 Embryonen
	29. 7. 1976	3 Embryonen
	23. 7. 1977	6 Embryonen
anomalus	19. 7. 1975	12 Embryonen
	21. 7. 1977	7 große Embryonen.

Soweit erkennbar, waren die Zitzen wie 1977 beschrieben angeordnet. Die weiteren Zählungen bestätigten, daß in der Ramsau *N. fodiens* gewöhnlich 5, *N. anomalus* gewöhnlich 6 Paare besitzt (Tab. 5).

Tabelle 5

Zitzenzahlen bei *Neomys* in der Ramsau

	5 Paare	5 + 6	6 Paare	n
Neomys fodiens	7	1	1	9
Neomys anomalus	—	2	6	8

Tabelle 6

Mageninhalte von *Neomys* in der Ramsau im Juli 1976 und 1977

In () die Anzahl der Mägen, die die betreffende Nahrungsart enthielten

Anzahl von Mägen mit identifizierten Resten	1976		1977	
	N. fodiens 26	*N. anomalus* 13	*N. fodiens* 19	*N. anomalus* 5
Larven von				
Plecoptera	14 (10)	1 (1)	28 (9)	—
Ephemeroptera	20 (16)	1 (1)	7 (5)	2 (2)
Diptera				
(Simuliidae)	15 (9)	—	129 (14)	5 (3)
(Psychodidae)	2 (2)	1 (1)	—	1 (1)
(Chironomidae)	5 (3)	—	—	—
(Dixidae)	—	—	1 (1)	—
(Ptychopteridae)	—	—	—	2 (1)
(Limoniidae)	1 (1)	3 (3)	6 (4)	1 (1)
Trichoptera	2 (7)	—	35 (14)	1 (1)
Odonata	1 (1)	—	—	2 (1)
Crustacea (Amphipoda)	—	—	1 (1)	—
Imagines von				
Ephemeroptera	1 (1)	—	—	—
Diptera	5 (5)	5 (4)	—	—
Coleoptera	1 (1)	—	—	—
Neuroptera *(Chrysopa)*	—	—	1 (1)	—
unbestimmte	15 (12)	5 (4)	5 (5)	4 (2)
Opiliones	—	2 (2)	2 (2)	—
Lumbricidae	1 (1)	7 (5)	1 (1)	2 (1)
Spitzmaus	1 (1)	—	—	—
Summe	94	25	217	20

Nahrung

Die in den Mägen gefundene Nahrung aus den Jahren 1976 und 1977 ist aus Tab. 6 zu ersehen. Im Gegensatz zu 1975 ergibt sich daraus ein Unterschied zwischen *anomalus* und *fodiens* im Anteil landlebender Beutetiere. Vor allem 1976 hat *N. anomalus* im Verhältnis viel mehr Landtiere verzehrt als *N. fodiens.* Der diesbezügliche Unterschied zwischen den beiden Spitzmausarten ist nun hoch signifikant (Tab. 7) (Chi-Quadrat-Test).

Tabelle 7

Anteil von Wasser- und Landbeute in der Nahrung von *Neomys* in der Ramsau 1976 und 1977

Als Wassertiere werden alle bis zu „Crustacea" in Tab. 6 aufgeführten Arten gewertet, als Landtiere die folgenden

	Neomys fodiens			*Neomys anomalus*			X^2
	Wasser	Land	% Wasser	Wasser	Land	% Wasser	
1975	86	8	91	46	5	90	0,1
1976	70	24	74	6	19	24	21,8
1977	207	10	95	14	6	70	18,8

Zur Deutung vermutete ich, daß ein unterschiedliches Angebot an Wassertieren in den verschiedenen Jahren die Ursache sein könnte. 1975 war der Wasserstand im Bach durchschnittlich, 1976 nach überdurchschnittlicher Trockenheit in Mitteleuropa ungewöhnlich niedrig, 1977 während der Sammelzeit infolge von Regenfällen zeitweise überdurchschnittlich hoch. Möglicherweise herrschte 1976 Mangel an Wassertieren und damit die Notwendigkeit, mehr Landbeute aufzunehmen. Dabei werden Unterschiede zwischen *N. fodiens* und *N. anomalus* in der Disposition zum Nahrungserwerb stärker betont als bei ausreichendem Angebot: Nach der Dürre 1976 wich *N. anomalus* mehr als *N. fodiens* auf Landtiere aus. Beim Hochwasser 1977 mögen Wassertiere den *N. fodiens* besser zugänglich gewesen sein als den *N. anomalus.*

Zur direkten Klärung des Nahrungsangebots in den verschiedenen Jahren wären die Dichte der Spitzmäuse und die Nahrungsdichte zu berücksichtigen gewesen. Letztere wurde nicht untersucht. Als unabhängige Hinweise auf Nahrungsknappheit 1976 können aber drei Feststellungen dienen:

1. Der Füllungsgrad der Mägen gefangener *Neomys* war 1976 geringer als in den anderen Jahren (Tab. 8).
2. Die Durchschnittsgewichte des *Neomys* waren 1976 geringer als in den übrigen Jahren (Tab. 9).
3. Der Fang von nur einem graviden ♀ 1976 mit der geringsten festgestellten Embryonenzahl (3) spricht ebenfalls für einen relativ ungünstigen Ernährungszustand der *Neomys* 1976.

Tabelle 8

Anzahl von Beutetieren, die in den verschiedenen Jahren im Durchschnitt je Spitzmaus gefunden wurden

Jahr	*N. fodiens*	*N. anomalus*
1975	10,4	4,3
1976	3,6	1,3
1977	9,4	2,9

Ein Vergleich der Tab. 6 und 10 ergibt, daß die im Bach lebenden Arten annähernd ihrer Häufigkeit entsprechend entnommen wurden. Nur von den sehr häufigen Strudelwürmern waren keinerlei Rückstände in den Mägen zu finden. Bachfloh-

Tabelle 9

Durchschnittsgewichte von *Neomys* in der Ramsau in verschiedenen Jahren (in g)

	1975			1976					
	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n
N. fodiens semad.	13,0	1,9	7	12,2	1,0	18	12,9	1,2	19
N. anomalus semad.	11,0	0,5	3	9,6	0,8	9	10,3	1,0	5
N. anomalus ♂ ad.	12,9	1,0	5	12,8	1,2	8	13,4		1

Tabelle 10

Bachfauna in der Ramsau vor Abschnitt 1 und in Abschnitt 3 (Abb. 1) 1976 und 1977

Gewichte Mittelwerte von 2—10 auf Fließpapier abgetrockneten, alkoholfixierten Exemplaren aus dem Bach

Tiergruppe	1976	1977 zwischen Pflanzen	1977 unter Steinen	1977 zwischen Pflanzen	Gewicht
Larven von Plecoptera	wenige	20	79	10	5 mg
Ephemeroptera	wenige	1	2	—	
Diptera					
(Simuliidae)	viele	27	11	2	6 mg
(Psychodidae)	1	—	—	1	
(Chironomidae)	viele	6	—	10	
(Syrphidae)	—	1	—	1	
Trichoptera	einige	1	4	9	45 mg
Coleoptera	—	—	1	1	
Lumbricidae	—	—	—	2	150 mg

krebse *(Gammarus)* habe ich im Bach nicht, Schnecken kaum bemerkt. An wasserlebenden Wirbeltieren sah ich nur wenige, kleine Fische (Forellen?) und zwei große Grasfrösche. Als Spitzmausreste habe ich einen Klumpen aus Muskulatur und Spitzmaushaaren klassifiziert.

Wie die wenigen Gewichtsangaben in Tab. 10 zeigen, sind die meisten Beutetiere recht klein. So dürften die gefundenen Reste im Durchschnitt eines Magens nur etwa zwischen 0,1 und 0,2 g Frischgewicht an Beutetieren repräsentieren. Relativ schwere Wasserbeute bilden die Trichopterenlarven, relativ schwere Landtiere die Regenwürmer. Möglicherweise würde sich der Abstand im Anteil von Wasser- und Landtieren zwischen *N. fodiens* und *N. anomalus* vergrößern, wenn man statt der Stückzahl die Gewichte der Beutetiere eingesetzt hätte. Als Beispiel für einen *Neomys fodiens* mit besonders gut gefülltem Magen sei ein ♀ von 1977 angeführt: Larven von 1 Plecoptere, 2 Ephemeroptera, 6 Trichoptera, 38 Simuliidae, Imago von 1 Diptere, 1 Amphipode.

Zur Morphologie

Auch in dem jetzt vorhandenen, umfangreicheren Material überschneiden sich beide Arten in Hinterfuß- und Schwanzlänge selbst dann nicht, wenn man sie nicht nach Alter und Geschlecht aufteilt (Tab. 11). *N. fodiens* ist außerdem etwas größer als *N. anomalus* (Kopfrumpflänge, Gewicht), doch besteht hier deutliche Überschneidung. So sind erwachsene *anomalus*-♂ ebenso schwer wie selbständige, junge *fodiens* (vgl. Tab. 9 und 11).

Tabelle 11

Körpermaße (in mm) und Gewichte (in g) der syntopen *Neomys* aus der Ramsau

		N. fodiens				*N. anomalus*			
		x̄	Min.—Max.	n	s	x̄	Min.—Max.	n	s
Kopfrumpflänge	♂ ad.	79,4	73 —85	5	4,4	74,7	66 —81	14	4,2
	♀ ad.	85,0	79 —90	9	3,4	77,0	72 —82	8	3,6
	semad.	77,5	69 —84	44	3,4	70,8	67 —78	17	3,2
Schwanzlänge	♂ ad.	61,8	60 —66	5	3,9	46,3	44 —49	13	1,5
	♀ ad.	64,2	62 —67	9	1,9	47,9	46 —52	8	2,1
	semad.	63,9	58 —69	44	2,6	47,1	43 —51	17	2,4
Hinterfußlänge	♂ ad.	19,1	19,0—19,5	5	0,22	15,3	14,5—16,0	14	0,50
	♀ ad.	19,1	18,0—20,0	9	0,59	15,3	15,0—16,0	8	0,38
	semad.	18,3	17,0—20,0	44	0,63	15,1	14,0—16,0	17	0,48
Gewicht	♂ ad.	14,9	13,5—16,0	5	0,96	12,9	11,0—14,5	14	1,02
	♀ ad.	18,0	14,4—21,0	9	2,4	14,6	10,0—19,6	8	3,6
	semad.	12,6	10,5—15,0	44	1,2	10,0	8,5—11,6	17	0,69

Tabelle 12

Häufigkeit einiger variabler Farbmerkmale bei *Neomys* in der Ramsau

	N. fodiens		*N. anomalus*	
	vorhanden	fehlend	vorhanden	fehlend
schwarze Inguinalumrandung	50	8	4	34
schwarze Ventralzeichnung	4	53	2	37
weiße Postokularflecken	51	6	35	4
weiße Postaurikularflecken	3	54	0	39

Einige variable Farbmerkmale sind wie in Tab. 12 angegeben verteilt. Der 1977 beschriebene Farbunterschied bezüglich der Inguinalumrandung erwies sich in dem umfangreicheren Material als nicht völlig konstant. Im übrigen fehlt meist jede schwarze Bauchzeichnung. In den wenigen Ausnahmefällen ist sie spärlich: grauer bis schwärzlicher Längsstrich auf der Bauchmitte bei 5 *fodiens* und 1 *anomalus*, schwacher, grauer Kehlfleck bei 1 *anomalus*. Weiße *Augenflecken* kommen meist, weiße Ohrflecken selten und nur bei *fodiens* vor. Die Postokularflecken fehlen 1 *fodiens* und 3 *anomalus* nur einseitig.

Diskussion

Die mehrjährige Kontrolle desselben Baches in der Ramsau hat ergeben, daß *Neomys fodiens* und *N. anomalus* dort länger — zumindest für einige Spitzmausgenerationen — nebeneinander leben. Auch kleinräumig schließen sie sich hier nicht aus. Allerdings spricht die Fangfolge dafür, daß *N. anomalus* den unmittelbaren Bachrand noch dichter besetzen würde, wenn *N. fodiens* hier nicht vorkäme. Der unterschiedliche Aufbau beider Arten-Populationen nach Alter und Geschlecht verringert am syntopen Vorkommen den zwischen den Arten bestehenden Größenunterschied. Erwachsene *N. anomalus* — bei dieser Art in der Mehrzahl — wiegen ebenso viel wie die bei *N. fodiens* vorherrschenden Jungtiere. In der Größe besteht keine Kontrastbetonung, sondern im Vergleich zu allopatrischen *Neomys* eher Kontrastverminderung. Man sollte

daher annehmen, daß beide Arten in anderen Merkmalen stärker kontrastieren, die mit einer unterschiedlichen Lebensweise zusammenhängen. Solche Merkmale sind Schwanz- und Hinterfußlänge, die sich in der Ramsau zwischen beiden Arten stärker unterscheiden als zwischen bestimmten allopatrischen Populationen. So sind nach Richter (1958) mecklenburgische *N. fodiens* zwar größer, aber deutlich kurzschwänziger und eine Spur kleinfüßiger als die aus der Ramsau. Spanische *N. anomalus* haben nach meinem Material etwas längere Füße und deutlich längere Schwänze als *N. anomalus* aus der Ramsau. Die Füße dienen beim Schwimmen dem Vortrieb, der Schwanz ist Steuer. Vermutlich schwimmt *N. fodiens* erheblich besser als *N. anomalus*. Dies müßte auch in einem unterschiedlichen Anteil von Wassertieren in der Nahrung zum Ausdruck kommen. Tatsächlich war das 1976 bei niedrigem und 1977 bei hohem Wasserstand der Fall, nicht aber in dem normalen Jahr 1975. Die unterschiedliche Adaptation an den Erwerb von Nahrung im Bach kam also nur bei ungünstigen Bedingungen zum Ausdruck. Eine Parallele findet sich bei syntop lebenden Busch- und Klippschliefern (*Procavia* und *Heterohyrax*, Hoeck 1975): *Procavia* ist mehr Gras-, *Heterohyrax* mehr Laubfresser. Deutliche Unterschiede in der Nahrungswahl entwickelten sich in der relativ ungünstigen Trockenzeit.

Ein Vergleich mit der Ernährung allopatrischer *Neomys* ist zur Zeit nicht möglich, da entsprechende Analysen fehlen. Wołk (1976) hat die Herbst- und Winternahrung von *Neomys fodiens* in Bialowies in Polen aufgrund von Fraßrückständen untersucht und darin am häufigsten Trichopterenlarven, Wasserschnecken und Grasfrösche gefunden. Die großen Unterschiede zur Nahrung in der Ramsau beruhen sicherlich zum Teil auf dem unterschiedlichen Angebot, zum Teil aber auch auf der abweichenden Untersuchungsmethode. Alle Tiere, die vollständig verschluckt werden, wie es z. B. mit den Simuliiden-Larven geschieht, werden dabei übersehen.

Aus nicht verständlichen Gründen fehlen *Sorex*-Arten an dem *Neomys*-Bach in der Ramsau fast völlig. In den drei Jahren wurde kein einziger *S. araneus* gefangen (nur 1 totes Jungtier in Bachnähe gefunden), und nur 7 *Sorex alpinus*. 5 Mägen enthielten Reste von mindestens 7 Lumbriciden, außerdem fanden sich Reste von 1 Opilioniden, 4 Insektenlarven und 2 Insekten-Imagines, die ich zwar nicht bestimmen konnte, von denen aber kein Stück mit einem der bei *Neomys* gefundenen Wassertiere übereinstimmte. Obwohl *Sorex alpinus* feuchte Stellen bevorzugt, sprechen diese spärlichen Mageninhalte für eine rein terrestrische Ernährungsweise. *Neomys anomalus* steht in der Futterwahl zwischen *Sorex alpinus* und *Neomys fodiens* und konkurriert zum Teil mit beiden Arten.

In den variablen Farbmerkmalen ähneln sich beide *Neomys*-Arten in der Ramsau mit Ausnahme der Inguinalzeichnung ebenfalls. Beide haben ganz überwiegend ungezeichnete, weißliche Ventralseiten, fast stets Augen- und fast nie Ohrflecken. Auch dies läuft zwar dem Prinzip der Kontrastbetonung bei sympatrischem Vorkommen ähnlicher Arten zuwider, ist aber nicht verwunderlich. Unterschiedliche Farbmuster werden dann wichtig, wenn sie das Erkennen des Artgenossen erleichtern. Diese Funktion ist bei den kleinäugigen Spitzmäusen recht unwahrscheinlich, wenn auch überzeugende Untersuchungen zu ihrem Sehvermögen noch ausstehen.

Zusammenfassung

Ein syntopes, von Niethammer (1977) beschriebenes Vorkommen von *Neomys fodiens* und *N. anomalus* in den österreichischen Alpen wird aufgrund von Fängen im Juli 1976 und 1977 weiter analysiert. Am gleichen Bachabschnitt kommen beide Arten in paralleler, nicht komplementärer Verteilung vor (Abb. 1 und 2). Während die Mägen beider Arten 1975 überwiegend Wassertiere enthalten hatten, spielten in dem trockeneren Sommer 1976 vor allem bei *N. anomalus* terrestrische Beutetiere eine größere Rolle. Die unterschiedliche Adaptation an das Wasser kam also vor allem bei ungünstigen Bedingungen zum Ausdruck.

Beide Arten werden in einigen Maßen und Farbmerkmalen verglichen. Eine Kontrastbetonung besteht nicht in Färbung und Größe, sondern nur in den bezüglich des Wasserlebens adaptiven Merkmalen Hinterfuß- und Schwanzlänge.

Literatur

HOECK, H. N. (1975): Differential Feeding Behaviour of the Sympatric Hyrax *Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei*. Oecologia (Berl.) **22**, 15—47.

NIETHAMMER, J. (1977): Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. Z. Säugetierkunde **42**, 1—6.

RICHTER, H. (1958): Zur Kenntnis mecklenburgischer Wasserspitzmäuse. Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg **4**, 261—296.

WOŁK, K. (1976): The Winter Food of the European Water-shrew. Acta Theriol. **21**, 117—129.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Zur Ernährungsbiologie der Europäischen Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771), an Fischteichen

Von R. KRAFT und G. PLEYER

Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen-Nürnberg

Eingang des Ms. 21. 8. 1978

Abstract

On feeding behaviour of the European Water-shrew, Neomys fodiens (Pennant, 1771), at fish ponds

Studied the feeding behaviour and the composition of food of the European Water-shrew, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) at fish ponds. The shores of about 50 fish ponds of the „Aischgrund“ (Mittelfranken, Western Germany) were scoured over a period of 1$^1/_2$ year for any remains of food. At 12 fish ponds we traced piles of partially eaten fishes, broken-up shells of gastropods without contents and empty cases of caddis-worms. The prey animals had been piled up at covert places of the shores or in tunnels of burrows. The identification of the remains of fishes (different Cyprinidae) shows the tench *(Tinca tinca)* as preferred fish. At places, that lack suitable fishes and satisfying number of insects, gastropods are an important part of the food. This might cause a hard affection of their population.

Einleitung

Eine häufig beschriebene Verhaltensweise der Soriciden ist das Horten von Nahrung: Bei reichlichem Futterangebot werden getötete oder durch Bisse bewegungsunfähig gemachte Beutetiere im Nest oder an anderen Stellen zusammengetragen (WILCKE 1938; SPANNHOF 1952; LÖHRL 1955; HERTER 1956; CROWCROFT 1957; ZIPPELIUS

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0321 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 321—330

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

1958). Die gespeicherten Nahrungstiere werden meist erst nach einigen Stunden gefressen oder bleiben liegen und verfaulen (Crowcroft 1957; Zippelius 1958).

Für die Europäische Wasserspitzmaus *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) beobachteten Buchalczyk und Pucek (1963) und Wołk (1976), daß sie Nahrungstiere am Gewässerrand zusammenträgt und dort zum Teil verzehrt. Sie ermittelten durch Untersuchung der Nahrungsreste an diesen Sammelplätzen einen großen Anteil von Mollusken und Amphibien am Nahrungsspektrum der Wasserspitzmaus, während Mageninhaltsuntersuchungen (Pernetta 1976; Niethammer 1977) geringe Rückschlüsse auf den mengenmäßigen Anteil dieser Gruppen an der Gesamtnahrung zulassen.

Die von Buchalczyk und Pucek sowie Wołk untersuchten Sammelplätze waren von Europäischen Wasserspitzmäusen in Drainageröhren und -gräben angelegt worden.

Um Angaben über Freßgewohnheiten und Nahrungszusammensetzung von Wasserspitzmäusen an teichwirtschaftlich genutzten Flächen zu erhalten, versuchten wir, nachzuprüfen, ob sich Reste von Beutetieren auch an Ufern von Fischteichen in größeren Ansammlungen finden.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden ca. 20 km westlich von Erlangen (Mittelfranken) im „Aischgrund" durchgeführt. In diesem Gebiet wurden die Uferbezirke von ca. 50 Fischteichen mit einer Fläche zwischen 0,2 und 5 ha nach Nahrungsresten der Wasserspitzmaus abgesucht. Zwölf Teiche, an denen sich Reste von Beutetieren in größerer Menge fanden, wurden zwischen Oktober 1976 und April 1978 in mehrwöchigem Abstand systematisch überwacht.

Aufgrund von anhaftenden Haaren, Kot und Bißspuren konnten die Funde als Nahrungsreste der Wasserspitzmaus bestimmt werden. Darüberhinaus wurden auf zwei Sammelplätzen Wasserspitzmäuse in Lebendfallen gefangen. Zur Absicherung der im Freiland gewonnenen Ergebnisse wurde das Freßverhalten der Wasserspitzmäuse in Gefangenschaft beobachtet.

Ergebnisse

Sammelplätze mit Fischresten

An einem 3 ha großen Fischteich, an dem wir vorher durch Fallenfänge eine hohe Populationsdichte von Wasserspitzmäusen festgestellt hatten, fanden wir eine Ansammlung von 52 Fischskeletten mit zum Teil verwesenden Fleischresten, die auf einer Fläche von 20×25 cm lagen. Dieser Fischsammelplatz befand sich unmittelbar vor dem Eingang zu einem Wasserspitzmausbau in etwa 30 cm Entfernung vom Gewässerrand am leicht ansteigenden Ufer.

Unter diesen Fischresten waren Skeletteile einer Feldmaus *(Microtus arvalis)* und eines halberwachsenen Wasserfrosches.

Die Bestimmung der Fische anhand der erhaltenen Schlundzähne ergab: 41 Schleien *(Tinca tinca)* und 11 Karauschen *(Carassius carassius)* mit Längen von 6 bis 13 cm. Die 14 Tage später stattfindende Abfischung des Teiches ergab eine völlig andere Zusammensetzung des Fischbestandes: 2000 Karpfen *(Cyprinus carpio)* K_3 (Länge 35—40 cm), 1000 Karauschen (6—20 cm), 200 Schleien (5—25 cm), einige Hundert Gründlinge *(Gobio gobio,* ca. 13 cm) und Tausende von Moderlieschen *(Leucaspius delineatus,* 5—7 cm). Infolgedessen kann die Ursache für die Bevorzugung der Schleien als Beutetiere der Wasserspitzmaus nicht im zahlenmäßigen Anteil am gesamten Fischbestand zu suchen sein, es könnte vielmehr an ihrer leichteren Erbeutbarkeit liegen. Karauschen, die sich im gleichen Biotop wie die Schleie aufhalten,

werden trotz zahlenmäßiger Überlegenheit in geringerem Umfang als Nahrung angenommen.

Die Anordnung der Skelette und ihr Verwesungszustand ließen eindeutig erkennen, daß die Fische sukzessive im Laufe von mehreren Wochen angeschleppt und aufeinandergestapelt worden waren, also keine einmalige Anhäufung im Sinne einer Nahrungsbevorratung darstellten. Nur wenige Schuppen und Knochenreste lagen bis zu einem halben Meter im Umkreis verstreut, was daraufhin deutet, daß die gefangenen Fische direkt am Sammelplatz gefressen wurden.

Bei der Mehrzahl der vorgefundenen Fische war der Schädel bis zur Augenregion aufgebissen. Die Beobachtung, daß von größeren Fischen Gehirn und Augen zuerst gefressen werden, findet sich häufig in der Literatur (Heck 1912; Luther 1936). Bei den meisten Fischen waren außerdem in der Brust- und Bauchregion die Rippen nahe an der Wirbelsäule abgebissen und auf diese Weise die Leibeshöhle zugänglich gemacht.

Ab einer Größe der Fische von etwa 10 cm fehlte neben den Eingeweiden nur das Muskelfleisch der obenliegenden Seite; der Fisch wurde also nicht umgedreht. Dies läßt darauf schließen, daß Wasserspitzmäuse nur frisches Fischfleisch fressen und die nach wenigen Tagen in Verwesung übergehenden Teile verschmähen, was Crowcroft (1957) auch für andere Soricidenarten bestätigt. Nicht verzehrt worden waren kräftigere Schuppen, Knochen, Schlundzähne sowie einige größere Schwimmblasen. Kahmann (1952) berichtet, daß kleinere Fische völlig verzehrt werden. Dafür spricht auch das Fehlen dieser Größenklasse an dieser Fundstelle.

Zahlreiche Haare zwischen den Fischresten wurden als die der Wasserspitzmaus identifiziert. Zu diesen Haaransammlungen führt die Gewohnheit der Wasserspitzmaus, sich nach der Jagd und beim anschließenden Verzehr der Beute ausgiebig zu putzen und zu kratzen (Kahmann 1952; Spannhof 1952).

Der Freßplatz befand sich unmittelbar vor dem Baueingang in der Uferböschung, so daß die Wasserspitzmaus bei Betreten und Verlassen des Baus über die verwesenden Fischreste laufen mußte. So ließe sich auch der intensive Fischgeruch erklären, der manchen frisch gefangenen Tieren anhaftet.

Beim Absuchen des Ufers eines nach der Abfischung leerstehenden Teiches wurde vor dem Eingang zu einem Wasserspitzmausbau ein weiterer Fischsammelplatz mit 16 Moderlieschen (Größe 6–7 cm) gefunden. Wie Spuren um die 5 m entfernte Auslaufgrube schließen ließen, stammten die Fische aus dieser einzigen Wasseransammlung des Teiches, in der sich am Fundtag dichtgedrängt Schwärme von Moderlieschen aufhielten. Bei dreien der zusammengetragenen Fische war der Schädel geöffnet, das Gehirn und die Augen herausgefressen; die übrigen Fische zeigten keine äußeren Verletzungen. Aus dem Erhaltungszustand der Fische ergab sich, daß sie nicht länger als 2 Tage an der Sammelstelle gelegen haben konnten, was auch zeitlich mit dem Abfischungstermin übereinstimmen würde. Hier zeigt sich der in der Literatur oft erwähnte Sammeltrieb, da diese Fische offenbar nicht zum unmittelbaren Verzehr gesammelt worden waren; außerdem standen genügend andere weiterhin lebend zur Verfügung.

Da Moderlieschen typische Oberflächen- und Freiwasserfische sind, Wasserspitzmäuse dagegen hauptsächlich am Grund der Gewässer jagen (Kahmann 1952), scheint diese Fischart unter natürlichen Bedingungen, d. h. bei vollem Teich, nicht zum Nahrungsspektrum der Wasserspitzmaus zu gehören. Das deckt sich auch mit den oben geschilderten Beobachtungen am ersten Freßplatz, wo nicht einmal Reste von Moderlieschen zu finden waren.

An einem weiteren Teich, der ausschließlich Karpfenbrut K_1 enthielt, wurden trotz dichten Besatzes nur zwei Sammelplätze mit Resten von 3 bzw. 5 Karpfenbrütlingen gefunden.

Sammelplätze mit Molluskenschalen

Im Uferbereich der von uns untersuchten Fischteiche stießen wir häufig auf aufgebrochene Gehäuse von Wasserschnecken, die auf kleiner Fläche zusammengetragen waren (Abb. 1). Abgesprengte Bruchstücke, charakteristische Bißspuren sowie die Öffnungsweise (Abb. 2) ließen erkennen, daß sie von Wasserspitzmäusen gesammelt und an den Sammelplätzen verzehrt worden waren. Die gleiche Öffnungsweise konnte bei den in Gefangenschaft gehaltenen Wasserspitzmäusen beobachtet werden.

Eingehender untersuchten wir 60 solcher Sammelplätze. Die Anzahl der pro Sammelplatz gefundenen Schalen lag zwischen 4 und 400, die Gesamtzahl aller am Ufer von 5 ha Weiherfläche gefundenen Schalen betrug ca. 4000.





Abb. 1. a (links). Sammelplatz mit Gehäusen von *Lymnaea stagnalis* in der Uferböschung eines Fischteiches. *b. (rechts).* Detailansicht (Uferbewuchs teilweise entfernt)

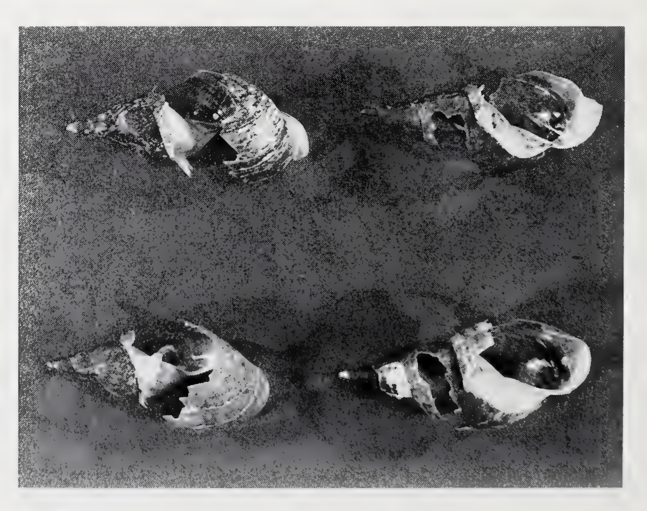


Abb. 2. Von Wasserspitzmäusen aufgebrochene Gehäuse von *Lymnaea stagnalis*

Die Sammelplätze werden stets unter dichtem Pflanzenbewuchs angelegt, die einzelnen Schalen sind meist in Bodenvertiefungen oder zwischen Pflanzenteile gestopft. Meist befinden sich in unmittelbarer Nähe der Sammelplätze ein oder mehrere Baueingänge. Auch in den Bauten wurden Schalen gefunden, die zusammen mit abgesprengten Bruchstücke oft ganze Gänge völlig verstopften.

Seltener findet man aufgebissene Schalen einzeln im gesamten Biotop von Wasserspitzmäusen; zugehörige Bruchstücke ergeben, daß die Weichteile dieser Exemplare an Ort und Stelle verzehrt wurden.

Besonders viele Gehäuse wurden an Teichen angetroffen, in denen Fische als Beutetiere entweder zu groß (K_3) waren oder Futterfische völlig fehlten. In dieser Situation stellen vor allem im Sommer neben der üblichen Insektennahrung Mollusken mengenmäßig den Hauptteil an erreichbaren Beutetieren dar.

Eine große Ansammlung aufgebissener Schneckenschalen fanden wir in einer Bisamburg, die sich etwa 20 m vom Ufer entfernt in einem ausgelassenen Teich befand. Sie bestand ausschließlich aus den Blättern von *Alisma plantago* (Froschlöffel), der einzigen Wasserpflanze in diesem Areal. Beim Öffnen der Burg, die vom Bisam schon längere Zeit vorher verlassen worden war, stießen wir auf Gänge der Wasserspitzmaus und einen Kobel von ca. 20 cm Durchmesser mit drei Zutrittsöffnungen. Die in die Burg führenden Bisamgänge waren bis auf einen Unterwasserzugang eingestürzt. Auch AKKERMANN (1975) machte die Beobachtung, daß bewohnte und unbewohnte Bisamburgen häufig von Wasserspitzmäusen angenommen werden. Er fand Jungtiere in den Kobeln, jedoch in keinem Fall irgendwelche Nahrungsreste.

Im Kobel der von uns untersuchten Burg fanden sich 210 Schalen der Schlammschnecke *(Lymnaea stagnalis)*, von denen 190 in charakteristischer Weise geöffnet waren. Auch die zugehörigen Schalenbruchstücke lagen im Kobel. 20 Lymnaeen verschiedener Größe waren jedoch unversehrt und lebten noch. Sie konnten in einem Aquarium noch mehrere Tage am Leben erhalten werden, zeigten jedoch keine koordinierten Bewegungen. Ob diese Bewegungsunfähigkeit durch den Biß der Wasserspitzmaus verursacht wurde, ließ sich nicht klären. CRANBROOK (1959) berichtet, daß durch das Speichelgift der Wasserspitzmaus die Abwehrbewegungen großer wirbelloser Tiere gedämpft werden. Nach PUCEK (1959) wirkt das Speichelgift auch auf Wirbeltiere.

Zwischen den Schalen von *L. stagnalis* lagen außerdem 25 kleinere Gehäuse von *Lymnaea auricularia* (Gehäuselänge 10—18 mm), davon waren 10 unbeschädigt, aber leer, 15 Gehäuse waren in charakteristischer Weise aufgebissen.

Daß Mollusken an dieser Fundstelle nicht die einzige Nahrung darstellen, zeigt der Fund von Fell- und Knochenresten zweier adulter Feldmäuse *(Microtus arvalis)*, einer unbeschädigt eingetragenen Schlammfliegenlarve (*Eristalomia* spec.) sowie 7 zum Teil stark abgefressener Wurzelknollen vom Froschlöffel im selben Kobel. Eine Froschlöffelknolle wies spiralförmige Freßspuren auf, wie sie sonst beim Öffnen von Schnekkenhäusern entstehen.

Vor den beiden Überwasserzugängen lagen 4 bzw. 6 ausgefressene Schalen von *L. stagnalis.*

Trotz reichlichem Besatz mit Karpfen K_2 während des Sommers waren weder in der Burg noch an den Uferböschungen irgendwelche Reste von erbeuteten Fischen zu entdecken. Sonstige Kleinfische fehlten in diesem Teich.

Anhand des Schlammeintrages in den Wasserspitzmausgängen der Bisamburg und an Spuren im Schlamm rings um die Burg konnte festgestellt werden, daß der Kobel bis ca. 8 Tage nach dem Abfischen begangen und in dieser Zeit noch lebende Schnekken eingetragen worden waren. Die Schnecken wiesen frische, vom Schleifen über den Boden herrührende Schlammspuren auf.

Auch in einem zweiten Fall konnte ein Absammeln von Schnecken der Art *L. auri-*

cularia vom Boden eines abgelassenen Teiches nachgewiesen werden: Unmittelbar nach der Abfischung befanden sich auf dem Grund eines 4000 m^2 großen Teiches ca. 500 mittelgroße lebende *L. auricularia.* Das Fehlen kleinerer Exemplare dürfte auf den dichten Besatz von Satzschleien zurückzuführen sein, die bekanntlich gerne Schnekken fressen. Innerhalb einer Woche verschwanden diese Schnecken aus einem 7 m breiten Uferstreifen. Im abgesammelten Areal war der Boden von den Trittsiegeln der Wasserspitzmaus übersät, die an bestimmten Stellen etwa 30 cm breite, in den Weiher hineinführende Wechsel bildeten. Außerhalb dieses Bereiches lebten noch zahlreiche Lymnaeen.

Anzahl und Artenzusammensetzung der gefundenen Molluskenschalen

Die Gesamtzahl aller an den Sammelplätzen gefundenen Mollusken ist aus der Tabelle ersichtlich. Splitter und Bruchstücke wurden dabei nicht berücksichtigt.

Art	Anzahl
Lymnaea stagnalis	ca. 4000
Lymnaea auricularia	148
Pisidium spec.	12

Gastropoden stellen die Hauptmasse der aufgefundenen Schalen dar, während Bivalvier (*Pisidium* spec.) nur in einem Habitat in geringer Anzahl als Beutetier der Wasserspitzmaus festgestellt wurden. Der Anteil der einzelnen Arten entspricht in etwa der Häufigkeit ihres Vorkommens im Untersuchungsgebiet.

Größenzusammensetzung erbeuteter Mollusken

Zum Größenvergleich wurde die Gehäusebreite (nach Brohmer 1969) von 145 *L. stagnalis-* und 142 *L. auricularia*-Gehäusen gemessen, die je von einem Sammelplatz stammten (Abb. 3).

Am stärksten sind an diesen — wie auch den übrigen — Sammelplätzen kleine und mittelgroße Exemplare vertreten, vereinzelt fanden sich aber auch sehr große adulte Schnecken bis zu einer Gehäusebreite von 26 mm und einer Gesamtlänge von 6 cm an Sammelplätzen.

Auffallend ist, daß an Sammelplätzen keine Gastropodenschalen unter 7 mm Gehäusebreite gefunden wurden und die Größenklasse 7—8 mm prozentual gering vorhanden ist, obwohl Exemplare unter dieser Größe in der Umgebung der Sammelplätze

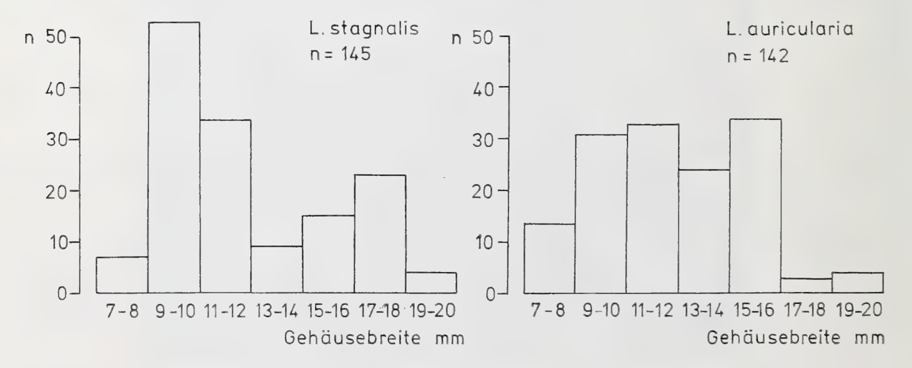


Abb. 3. Gehäusebreite zweier Gastropodenarten von je einem Sammelplatz

lebten. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß auch sehr kleine Gastropoden gefressen werden, möglicherweise werden deren Gehäuse beim Fressen sehr stark zerstört, so daß nur Splitter und Bruchstücke zurückbleiben.

Sammelplätze mit Trichopterenköchern

In den Monaten März und April fanden wir an 7 der untersuchten Fischteiche zahlreiche Ansammlungen leerer Köcher von Trichopterenlarven (Abb. 4). Sie befanden sich wie die übrigen Sammelplätze am Gewässerrand unter Pflanzen versteckt. Auf einzelnen Plätzen lagen bis zu 200 Köcher, insgesamt wurden etwa 1500 Exemplare gefunden. Wie bei den Gastropodenfunden stellen auch hier mittelgroße Exemplare die Hauptmasse dar.



Abb. 4. Sammelplatz mit leeren Trichopterenköchern und zwei Gehäusen von *Lymnaea stagnalis*

Etwa 95 % der Köcher stammen von Larven der Fam. Sericostomatidae, die Köcher aus Sand und kleinen Steinen bauen. Die übrigen gehören zu den Arten *Leptocerus* spec. und *Limnophilus* spec.

Niethammer (1977) fand in den Mägen von Wasserspitzmäusen aus der Ramsau mehrmals Chitinreste von Trichopterenlarven, die ebenfalls in der Mehrzahl zur Fam. Sericostomatidae gehörten.

Wie uns Lebendbeobachtungen zeigten, werden die Larven mit den Zähnen am Kopf gepackt und aus dem Köcher herausgerissen; der Köcher selbst bleibt unbeschädigt. Auch Niethammer fand keine Köcherreste in den Mägen.

Ab Mitte April finden sich an den Sammelplätzen mit leeren Trichopterenköchern zunehmend leere Gastropodenschalen, da ab dieser Zeit die Metamorphose dieser Trichopteren beginnt.

Diskussion

Unsere Untersuchungen lassen darauf schließen, daß je nach Biotop und Jahreszeit Fische, Mollusken und Trichopterenlarven einen großen Anteil am Nahrungsspektrum von Wasserspitzmäusen ausmachen. Wołk (1976) ermittelte aus aufgefundenen Nahrungsresten je nach Jahreszeit einen Amphibienanteil bis zu 42,3 % und einen Molluskenanteil bis zu 72,2 % an der Gesamtnahrungsmenge. Nach Ognew (1959) stellen Frösche sogar die Lieblingsnahrung der Wasserspitzmaus dar.

Bei reiner Insektennahrung scheint die Deckung des Nahrungsbedarfs in teichwirtschaftlich genutzten Flächen nicht gewährleistet. Nach Tupikowa (1949, zit. nach Ognew 1959) beträgt der tägliche Nahrungsbedarf einer erwachsenen Wasserspitzmaus 116 % des Körpergewichts. Das entspräche bei einem Durchschnittsgewicht von 16,0 g (Borowski 1973, zit. nach Hutterer 1977) einem Nahrungsverbrauch von 18,5 g. Diese Nahrungsmenge scheint ihr in Form von Insekten und deren Larven im untersuchten Biotop das ganze Jahr über weder zur Verfügung zu stehen noch erreichbar zu sein. Eine der Ursachen ist die Form der Bewirtschaftung mit jährlicher Abfischung und zeitweiligem Trockenliegen des Biotops. Als nicht zu unterschätzender Faktor kommt hinzu, daß besonders die älteren Jahrgänge der dort gehaltenen Wirtschaftsfische (Karpfen, Schleie) sowie eventuell vorhandene kleinere Beifische in erheblichem Umfang Insekten und deren Larven fressen.

Der Anteil von Fischen an der Nahrung wird bestimmt durch die Gewässergröße: Größerer Jagderfolg ist nur dort zu erzielen, wo Fische auf kleinstem Raum dichtgedrängt stehen, z. B. in Abfischungsgruben und kleineren Wasseransammlungen. Bei der Größe der untersuchten Teiche hat die Wasserspitzmaus nur dann Fangerfolg, wenn das Verhalten der Beutefische ihrer Jagdweise entgegenkommt, indem sie sich bei Gefahr an den Boden drücken, wie es z. B. Barsche (Luther 1936), Schleien und Karauschen tun.

Auch der Russische Desman *(Desman moschata)*, dessen Ernährungsbiologie der der Wasserspitzmaus ähnlich ist, kann im Freiland „einen Fisch mit Erfolg offenbar nur unter besonders günstigen Bedingungen fangen, etwa in einem austrocknenden oder sauerstoffarmen Gewässer" (Barabasch-Nikiforow 1975).

Wo keine geeigneten Fische oder nicht genügend Insekten sowie deren Larven zur Verfügung stehen, werden Mollusken in ganz erheblichem Umfang zur Deckung des Nahrungsbedarfs herangezogen. Hierfür dürfte auch deren leichtere Erbeutbarkeit ausschlaggebend sein.

Die selektive Entnahme von Mollusken bestimmter Größe führt u. U. zu einer nachweisbaren Veränderung der natürlichen Größenzusammensetzung dieser Populationen und zu einer merklichen Verringerung ihrer Anzahl. Hampl (1955) konnte bei einer Bestandsaufnahme der Molluskenfauna in der Nähe unseres Untersuchungsgebietes feststellen, daß in den Tümpeln und Gräben Mollusken zwar reichlich, aber nur von geringer Größe vertreten sind. Hampl führt dies auf den dort herrschenden Nahrungsmangel zurück. Die hier gezeigten Ergebnisse lassen jedoch eine völlig andere Deutung dieses Befundes zu.

Bei der Größenverteilung der aufgefundenen Schalenreste ist zudem die Populationsentwicklung jeder einzelnen Molluskenart zu berücksichtigen.

Bemerkenswert ist die Eigenart der Wasserspitzmaus, Beutetiere immer wieder an denselben Plätzen zu fressen. Bei reichlichem Angebot von Beutetieren — z. B. in Abfischungsgruben — werden diese in größerer Menge zusammengetragen und nicht sofort verzehrt. Diesen Sammeltrieb beobachteten auch Luther (1936) und Spannhof (1952) bei gekäfigten Wasserspitzmäusen.

Ihre Nahrung findet die Wasserspitzmaus nach den bisherigen Erkenntnissen normalerweise im Wasser. Unsere Funde von Feldmausresten an Nahrungsplätzen sowie

Lumbricidenreste in den von NIETHAMMER (1977) untersuchten Mägen zeigen, daß ein geringer Teil der Nahrung an Land erbeutet wird.

In zwei Fällen konnten wir feststellen, daß auch nach Ablassen des Wassers zumindest Mollusken vom Boden des Teiches aufgesammelt werden. Die Wasserspitzmaus verläßt ihren Lebensraum also nicht gleichzeitig mit dem Verschwinden des Wassers, wie es vom Bisam (AKKERMANN 1975) und Russischen Desman (BARABASCH-NIKIFOROW 1975) berichtet wird.

Während von anderen Soricidenarten bekannt ist, daß sie pflanzliche Nahrung wie Obst (HUTTERER 1977), Hafer (CROWCROFT 1957) und Pflanzensamen (OGNEW 1959) fressen, liegen diesbezügliche Angaben für die Wasserspitzmaus bisher nicht vor. Die von uns aufgefundenen Knollen von Froschlöffel lassen erkennen, daß *Neomys fodiens* pflanzliche Nahrung in geringem Umfang aufnimmt.

Zusammenfassung

Um Angaben über Freßgewohnheiten und Nahrungszusammensetzung der Europäischen Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens* Pennant, 1771) zu erhalten, wurden die Ufer von Fischteichen nach ihren Nahrungsresten abgesucht. An 12 von ca. 50 untersuchten Fischteichen fanden wir Ansammlungen von teilweise verzehrten Fischen, aufgebrochenen und leergefressenen Gastropodenschalen und leeren Trichopterenköchern. Die Beutetiere waren an versteckten Uferstellen oder in Gängen von Bauten zusammengetragen worden.

Die Bestimmung der vorgefundenen Fischreste (Cyprinidae) zeigt, daß bei einem gemischten Fischbestand die Schleie *(Tinca tinca)* als Beutetier bevorzugt wird.

Die Vielzahl aufgefundener Gastropodenschalen läßt auf einen hohen Anteil dieser Gruppe an der Gesamtnahrung und eine u. U. massive Beeinträchtigung von Gastropodenpopulationen schließen.

Literatur

AKKERMANN, R. (1975): Untersuchung zur Ökologie und Populationsdynamik des Bisams *(Ondatra zibethicus)* an einem nordwestdeutschen Verlandungssee. Z. angew. Zool. **62**, 39—81.

BARABASCH-NIKIFOROW, I. I. (1975): Die Desmane. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen.

BROHMER, P. (1969): Fauna von Deutschland. Heidelberg: Quelle und Meyer.

BUCHALCZYK, T.; PUCEK, Z. (1963): Food storage of the European Water shrew, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771). Acta theriol. **7**, 376—379.

CRANBROOK, T. E. O. (1959): The feeding habits of the water shrew, *Neomys fodiens fodiens* Shaw, in captivity and the effect of its attack upon its prey. Proc. zool. Soc. Lond. **133**, 245.

CROWCROFT, P. (1957): The life of the shrew. London: Max Reinhardt.

HAMPL, L. (1955): Die Mollusken von Erlangen und Umgebung mit Berücksichtigung der in ihnen lebenden Protozoen. Staatsexamensarbeit, 1. Zool. Inst. Universität Erlangen-Nürnberg.

HECK, L. (1912): Die Säugetiere 1. In: Brehms Tierleben. Leipzig und Wien: Bibliograph. Inst.

HERTER, K. (1956): Das Verhalten der Insektivoren. In: Handbuch der Zoologie. Ed. by KÜKENTHAL u. KRUMMBACH. VIII, 10. Teil. Stuttgart: G. Fischer.

HUTTERER, R. (1977): Haltung und Lebensdauer von Spitzmäusen der Gattung *Sorex* (Mammalia, Insektivora). Z. angew. Zool. **64**, 353—367.

KAHMANN, H. (1955): Aus dem Leben der Wasserspitzmaus. Kosmos, 263—269.

LÖHRL, H. (1955): Der Sammeltrieb bei der Waldspitzmaus. Säugetierkundl. Mitt. **3**, 171.

LUTHER, W. (1936): Beobachtungen an einer gefangenen Wasserspitzmaus. Zool. Garten (N.F.) **8**, 303.

NIETHAMMER, J. (1977): Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. Z. Säugetierkunde **42**, 1—6.

OGNEW, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt. Berlin: Akademie-Verlag.

PERNETTA, J. C. (1976): A note of the predation of smooth newt, *Triturus vulgaris*, by European water shrew, *Neomys fodiens bicolor*. J. Zool. Lond. **179**, 215—216.

PUCEK, M. (1959): The effect of the venom of the European Water Shrew *(Neomys fodiens fodiens* Pennant) on certain experimental animals. Acta theriol. **3**, 104.

Spannhof, L. (1952): Spitzmäuse. Neue Brehm-Bücherei. Leipzig: Geest u. Portig.
Wilcke, G. (1938): Freiland- und Gefangenschaftsbeobachtungen an *Sorex araneus*. Z. Säugetierkunde **12**, 332—335.
Wołk, K. (1976): The winter food of the European water shrew. Acta theriol. **21**, 117—129.
Zippelius, H.-M. (1958): Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus, *Sorex araneus*. Bonn. Zool. Beitr. **9**, 120—129.

Anschrift der Verfasser: Dr. Richard Kraft und Dr. Gerhard Pleyer, Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen-Nürnberg, Universitätsstraße 19, D-8520 Erlangen

Paarungsrufe der Wasserspitzmaus *(Neomys fodiens)* und verwandte Laute weiterer Soricidae

Von R. Hutterer

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn

Eingang des Ms. 8. 8. 1978

Abstract

Courtship calls of the Water-shrew (Neomys fodiens) and related vocalizations of further species of Soricidae

Studied the calls of *Neomys fodiens* during courtship behaviour. The male emits series of pure tone courtship sounds while following the female. The female sometimes utters female receptive chirps when meeting a male. Similar sounds of *Crocidura russula, C. suaveolens, C. jouvenetae* and *Suncus etruscus* are also presented as a sonagram. Comparison with vocalizations of juvenile shrews supports the hypothesis that the male courtship call may reduce the agressiveness of the female. A review of literature shows the distribution of courtship calls among the Insectivores (esp. Soricidae, Erinaceidae, Tenrecidae, Tupaiidae).

Die soziale Organisation der Wasserspitzmäuse ist noch ungeklärt. Einerseits werden sie als Einzelgänger geführt (z. B. Brehm 1877; Herter 1967; Jenkins 1977), und ihre Zucht in Gefangenschaft (Vogel 1972) ist fast so schwierig wie die der solitären *Sorex*-Arten. Auf der anderen Seite sprechen aber größere Wintergesellschaften (v. Sanden 1949) und Beobachtungen herbstlicher Massenwanderungen (Pitt 1945; Seton 1945) für ein bemerkenswertes Sozialverhalten.

Sicher ist, daß Männchen und Weibchen zur Paarungszeit verträglich sind und dann für längere Zeit beim Paarungsspiel beobachtet werden können. Gauckler (1962) schildert, daß ein Weibchen von bis zu drei Männchen verfolgt wird. Dabei werden deutlich hörbare Laute geäußert. Ihre wohl treffendste Umschreibung stammt von Schütz (1932): die Wasserspitzmäuse „zwitschern sich in zarten Pfeiftönen ihre Zärtlichkeiten zu“. Gauckler (1962) spricht von einem „wispern“, das er mit dem von Frank (1953) beschriebenen Paarungsruf der Feldspitzmaus vergleicht. Bunn (1966) hielt einige *Neomys fodiens* in Gefangenschaft und berichtet, die gemeinsam gekäfigten Tiere äußern nach einer Eingewöhnungszeit „a series of plaintive, long-drawn-out squeaks whenever they hear each other moving about“. Koschnik (1974)

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0330 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 330—336

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

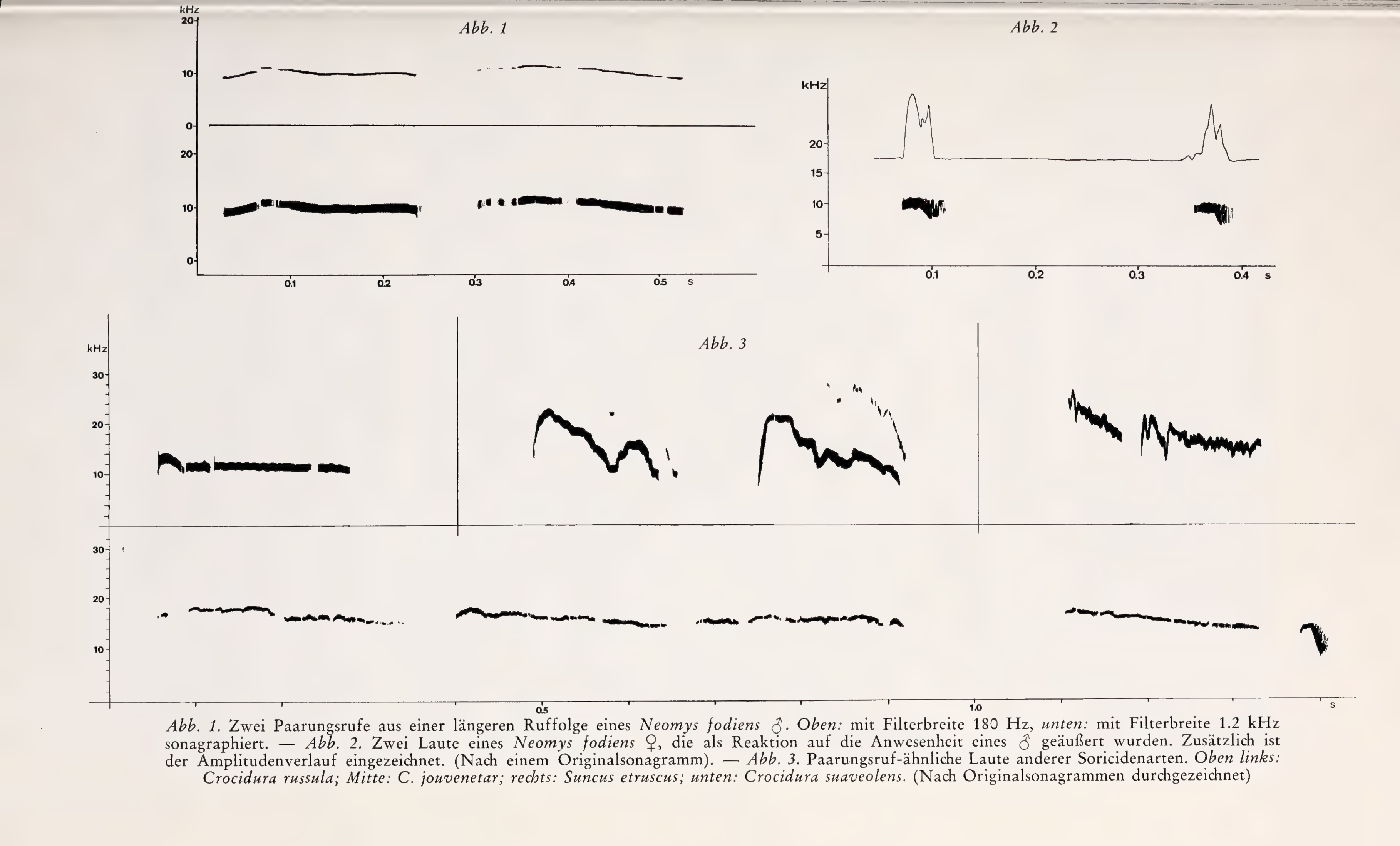


Abb. 1. Zwei Paarungsrufe aus einer längeren Ruffolge eines *Neomys fodiens* ♂. *Oben:* mit Filterbreite 180 Hz, *unten:* mit Filterbreite 1.2 kHz sonagraphiert. — *Abb. 2.* Zwei Laute eines *Neomys fodiens* ♀, die als Reaktion auf die Anwesenheit eines ♂ geäußert wurden. Zusätzlich ist der Amplitudenverlauf eingezeichnet. (Nach einem Originalsonagramm). — *Abb. 3.* Paarungsruf-ähnliche Laute anderer Soricidenarten. *Oben links: Crocidura russula; Mitte: C. jouvenetar; rechts: Suncus etruscus; unten: Crocidura suaveolens.* (Nach Originalsonagrammen durchgezeichnet)

beobachtete ebenfalls ein Paar Wasserspitzmäuse und vernahm nach längerer Haltung von den Tieren „ein mehr oder weniger lautes, langgezogenes Fiepen".

Alle angeführten Beobachter konnten nicht entscheiden, ob diese Laute vom Männchen, Weibchen oder beiden Geschlechtern stammten. Auch über ihre Funktion ist nichts Genaues bekannt. Aus diesem Grund soll hier eine eingehendere Betrachtung der Zusammenhänge erfolgen. Die im Paarungsritual von *Neomys* geäußerten Laute sind auch bemerkenswert, weil vergleichbare Lautstrukturen — soweit sich das anhand phonetischer Umschreibungen überhaupt beurteilen läßt — bisher von *Crocidura leucodon* (Frank 1953) und *Suncus etruscus* (Fons 1974) bekannt sind, beides Angehörige der „sozialen" Unterfamilie Crocidurinae.

Die zugrunde liegenden Beobachtungen wurden von 1975 bis 1977 an gekäfigten Spitzmäusen durchgeführt, ergänzend wertete ich einige Tonaufnahmen aus, die mir das Institut de zoologie et d'écologie animale (Lausanne) zur Verfügung stellte. Zur Aufnahmetechnik vgl. Hutterer und Vogel (1977).

Ergebnisse

Beobachtungen

Im Juli und August 1976 erhielt ich ein ♂ und ein ♀ von *Neomys fodiens,* die im Tierhaus des Zoologischen Forschungsinstitut und Museum A. Koenig in Außenkäfigen gehalten wurden. Bei einem ersten Versuch, beide Tiere in einen gemeinsamen Käfig zu geben, erwiesen sie sich als ausgesprochen unverträglich, so daß sie wieder in getrennt, aber nebeneinander stehende Käfige gesetzt wurden, in denen sie akustischen Kontakt hatten. Ein Jahr danach setzte ich beide Tiere in einen Doppelkäfig mit herausziehbarer Zwischenwand um. Schon am selben Tag lief das ♂ aufgeregt im Käfig herum und ließ dabei Serien von Pfeiftönen vernehmen (Abb. 1). Diese Rufe waren nun täglich zu hören. Vier Tage später öffnete ich die Zwischenwand.

Protokollauszug vom 2. 8. 1977: Um 13.20 Uhr wird das *Neomys fodiens* ♂ zum ♀ gelassen. Es fängt wieder laut und regelmäßig an zu rufen und läuft in Richtung des ♀. Das ♀ wehrt anfangs ab und läuft dann in seinen Holznestkasten. Das ♂ steht vor dem Eingangsloch und piept und steckt dabei seinen Kopf in den Nestkasten. Das ♀ schreit im Nest, das ♂ zieht von außen Grashalme und Papier aus dem Kasten heraus und legt sie neben den Eingang. Nach etwa 10 min kriecht das ♂ in den Kasten, die Rufe werden immer kürzer und leiser. Das ♀ wehrt nicht mehr ab. Beide Tiere sitzen friedlich im Kasten. In der Folge macht das ♂ Kopulationsversuche.

Die Tiere wurden zusammengelassen und verbrachten die nächsten drei Tage meist eng aneinander geschmiegt, oft in Kopula. Danach ließ das gegenseitige Interesse nach und das ♂ begab sich wieder zurück in seinen eigenen Käfig.

Beschreibung der Laute

Wie Abb. 1 zeigt, bestehen die Rufe aus einem einzigen Frequenzband, das nur wenig moduliert ist. Der Frequenzschwerpunkt (vgl. Hutterer und Vogel 1977) liegt bei 9.86 ± 0.48 kHz, die gesamte Variationsbreite reicht von 7.2 bis 12.8 kHz (n = 19). Die Länge der Rufe ist mit 0.22 ± 0.07 sec (n = 19) recht konstant. Die Rufe werden in regelmäßiger Folge ausgestoßen und erinnern so an die Balzrufe mancher Vogelarten. Da diese Laute nur vor der Kopulation gehört wurden, können sie zu Recht als Paarungslaute bezeichnet werden. Obwohl nur Beobachtungen an einem Wasserspitzmauspaar vorliegen, ist der Schluß wohl berechtigt, daß diese Form der Paarungslaute spezifisch für das ♂ ist, jedenfalls wurden sie mehrere Tage lang ausschließlich vom ♂ gehört. Vom ♀ waren vor und nach der Kopulationsphase nur

aggressiv getönte Abwehrlaute zu hören. In einem Fall, ein Jahr zuvor, machte ich einige Tonaufnahmen, die darauf hinweisen, daß den ♀♀ von *Neomys fodiens* ein eigener Laut zukommt, den sie im Kontakt mit ♂♂ äußern; ein ♀, das damals mit einem ihm unbekannten ♂ zusammengesetzt worden war, gab beim Zusammentreffen mit diesem ♂ leise, melodische Töne von sich, deren Sonagramm in der Abb. 2 abgebildet ist. Ähnliche Laute habe ich auch bei *Crocidura russula* und *Sorex minutus* gehört, und zwar regelmäßig von Tieren, die zugleich submissives Verhalten gegenüber einer anderen Spitzmaus zeigten. GOULD (1969) kennt diese Laute als „female receptive chirp" von *Suncus murinus* und *Cryptotis parva.*

Bemerkungen zu anderen Arten

Dem Paarungsruf der Wasserspitzmaus vergleichbare Lautstrukturen habe ich bei vier weiteren Soriciden-Arten beobachtet (Abb. 3). Während einer Begegnung eines ♂ und ♀ von *Crocidura russula* wurden Laute aufgenommen (Abb. 3, oben links), die denen von *Neomys fodiens* sehr ähnlich sind. In diesem Fall ist nicht bekannt, welches Tier (♂ oder ♀) die Laute geäußert hat. Bei einer Begegnung eines ♂ und ♀ von *Crocidura suaveolens* (Abb. 3, unten) registrierte ich langgezogene, hochfrequente Rufe, die an der oberen Grenze meiner Hörfähigkeit lagen. Auch in diesem Fall konnte nicht klar festgestellt werden, ob das ♂ oder das ♀ gerufen hatte. Die Lautfolge der Gartenspitzmaus gehört zu den längsten von Soriciden bekannten Lautäußerungen. Tonaufnahmen von *Crocidura jouvenetae,* die P. VOGEL an der Elfenbeinküste durchführte, enthielten in einem Fall langgezogene, modulierte Laute (Abb. 3, oben Mitte); auch in diesem Fall war ein ♂ mit einem ♀ zusammengesetzt worden. Bei *Crocidura leucodon,* einer weiteren Art dieser Gattung, beobachtete FRANK (1953) bei einem ♀, das mit einem ♂ im selben Raum untergebracht war, langgezogene Ruffolgen („Brunftsingen"). FRANK (1953) hat dieses Verhalten als Paarungsaufforderung des ♀ gedeutet.

Schließlich habe ich diesen Lauttyp bei *Suncus etruscus* festgestellt (Abb. 3, rechts), und zwar wiederum während eines Begegnungsversuches mit einem ♂ und ♀. Geschlecht und Motivation des lautgebenden Tieres sind nicht bekannt, die Aufnahme dokumentiert nur die Existenz dieses Lauttyps bei dieser Art. FONS (1974) schreibt in seiner ethologischen Studie über *S. etruscus,* daß Tiere, die Seite an Seite im selben Nest sitzen, gelegentlich Serien von Klagelauten („une série de cris plaintifs") äußern, wenn sich eines der Tiere bewegt und das andere dabei stört. Die Motivation ist in diesem Fall also eine ganz andere als bei der Wasserspitzmaus.

Von *Suncus murinus* gibt es eine Freilandbeobachtung von PETERSON (1956): „the night seems filled with their chorus", die aber nicht genau erkennen läßt, welche Form von Lautäußerung damit gemeint ist.

Diskussion

1. Zur Funktion der Paarungsrufe

Der Ablauf des Paarungsverhaltens bei *Neomys fodiens* ist recht einfach; das ♂ verfolgt das ♀ und äußert dabei in regelmäßiger Folge Paarungslaute, das ♀ wehrt anfangs mit schrillen Abwehrlauten ab, mit zunehmender Paarungsbereitschaft wird die Anzahl und Intensität der Abwehrlaute jedoch immer geringer. Schließlich wird das ♂ für einige Zeit toleriert, während der die Kopulationen stattfinden. In dem hier geschilderten Fall blieben ♂ und ♀ drei Tage zusammen. Die melodischen Paarungslaute des ♂ gleichen in ihrer Form den Pfiffen nestjunger Spitzmäuse, wie sie von

GOULD (1969) für *Suncus murinus* und von HUTTERER (1976) für *Sorex minutus* beschrieben wurden. Die Frequenz stimmt bei *Neomys* gut mit den Submissivlauten des ♀ überein, für *Crocidura russula* scheint dasselbe zu gelten (Abb. 4). Lautäußerungen von Jungtieren wirken auf ♀♀ sehr stimulierend (Literatur in HUTTERER 1976). Die Hypothese erscheint deshalb begründet, daß die Paarungslaute des ♂ die Abwehrbereitschaft des ♀ herabsetzen. Leider fehlen noch Untersuchungen des Lautinventars von *Neomys fodiens* (sieht man von einigen Sonagrammen in SALES und PYE 1974 und TEMBROCK 1977 ab), ein direkter Vergleich der Paarungslaute mit den Juvenillauten dieser Art ist deshalb nicht möglich.

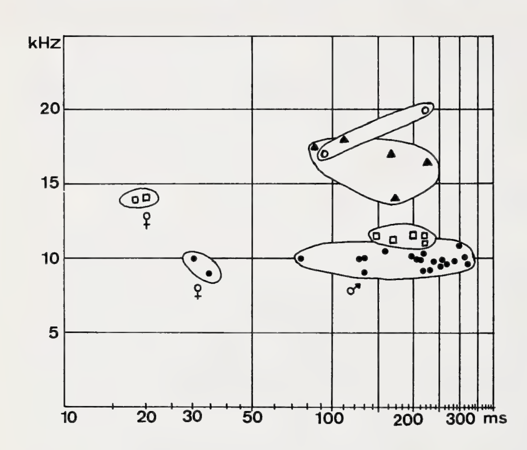


Abb. 4. Frequenz-Zeit-Charakteristik der Rufe verschiedener Arten. *Links:* der ♀♀ (female receptive chirp). *Rechts:* Paarungsrufe der ♂♂ *(Neomys)* und ähnliche Laute ohne Geschlechtsangabe. ● = *Neomys fodiens;* □ = *Crocidura russula,* ▲ = *Crocidura jouvenetae;* ○ = *Suncus etruscus*

2. Vergleich mit anderen Arten

Bei *Crocidura leucodon* liegen die Verhältnisse nach den Beobachtungen von FRANK (1953) offenbar anders. Bei dieser Art äußert das ♀ die „Brunstrufe" und fordert das ♂ zur Paarung auf. Sollte sich dieser Verhaltensablauf als typisch auch für andere *Crocidura*-Arten herausstellen, dann bestünden Verhaltensunterschiede auf dem Gattungsniveau. Das Paarungsverhalten von *Sorex araneus* folgt dem für *Neomys* entworfenen Schema (DEHNEL 1952; CROWCROFT 1955), es kommt bei dieser Art auch vor, daß das ♀ das ♂ aktiv aufsucht (DEHNEL 1952, und eigene Beobachtungen). Außerdem ist bei *S. araneus* die Toleranzphase des ♀ auf den eigentlichen Paarungsvorgang beschränkt (eigene Beobachtung), während das *Neomys* ♂ und ♀ immerhin drei Tage friedlich im Nestkasten saßen. Lautäußerungen wie die hier beschriebenen habe ich, abgesehen von den normalen Abwehrschreien, bei *S. araneus* trotz intensiver Beobachtung (HUTTERER 1977) nicht entdecken können. Allerdings habe ich leise Pieplaute von ♀♀ gehört (female receptive chirp, nach GOULD). Auch bei *S. minutus* habe ich keinerlei Paarungslaute gehört, dieser Lauttyp wird auch in keinem Ethogramm anderer Arten dieser Gattung (*Sorex palustris:* SORENSON 1962; *S. vagrans:* EISENBERG 1964; *S. fumeus:* HAMILTON 1940) erwähnt; offenbar fehlt er in dieser Gattung. Das Vorhandensein dieser Laute bei *Neomys* kann als Hinweis auf ein ausgeprägteres Sozialverhalten angesehen werden. Die hier kurz erwähnten Beobachtungen zeigen aber deutlich, wie lückenhaft noch unsere Kenntnisse über das Fortpflanzungsverhalten der Soriciden sind; eine gründliche ethologische Untersuchung dieses Verhaltenskomplexes wäre sicher lohnend (allerdings auch sehr schwierig).

Zu den in dieser Arbeit beschriebenen Lautformen gibt es Parallelen in benachbarten Familien. Bei einigen Arten der Tenrecidae *(Setifer setosus, Echinops telfairi)* äußern die ♀♀ tonale Kurzlaute, während die ♂♂ kopulieren (EISENBERG und

Gould 1970); diese Laute entsprechen dem „female receptive chirp". Paarungslaute der ♂♂ sind nicht bekannt. Bei dem afrikanischen Igel *Erinaceus albiventris* beobachtete Gregory (1975) einen Paarungslaut (courtship sound) des ♂, der aus einer Folge von z. T. reinen Tönen zusammengesetzt ist. Sowohl in der Struktur als auch in der Motivation des ♂ läßt sich dieser Laut direkt mit dem hier für das *Neomys* ♂ beschriebenen vergleichen. Schließlich muß noch eine Art der Tupaiidae erwähnt werden; William et al. (1969) beschrieben das Wechselrufen bei *Tupaia palawanensis.* ♂♂ und ♀♀ äußern tonale Pfeiflaute, die von zwei Individuen alternierend geäußert werden. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist unklar, es hat aber sicher eine Funktion im Sozialverhalten. Die Struktur dieser Laute stimmt gut mit den entsprechenden Lauten der Soricidae und Erinaceidae überein; mit der supraindividuellen Lautgebung (Tembrock 1973) ist jedoch eine neue Qualität bei *Tupaia* hinzugekommen, die innerhalb der Primaten weite Verbreitung gefunden hat.

Danksagungen

Von Herrn H. J. Pelz, Bonn, erhielt ich die lebenden Wasserspitzmäuse, Frau A. Geraets, Altendorf, ermöglichte mir die Aufnahmen an *Suncus etruscus.* Herr Prof. Dr. P. Vogel, Lausanne, stellte mir seine Tonaufnahmen zur Auswertung zur Verfügung, Herr Prof. Dr. Heike, Köln, gestattete mir die Arbeit am Sonagraphen. Allen herzlichen Dank!

Zusammenfassung

Im Kontext des Paarungsverhaltens wurden bei *Neomys fodiens* geschlechtsspezifische Lautäußerungen registriert. Das ♂ äußert in sexueller Erregung und während der Verfolgung des ♀ langgezogene tonale Laute, die in regelmäßiger Folge geäußert werden. Das ♀ kann beim Zusammentreffen mit einem ♂ viel kürzere Laute von etwa gleicher Frequenz abgeben. Die Ähnlichkeit der Paarungsrufe des ♂ mit den Vokalisationen juveniler Tiere erlaubt die Vermutung, daß Form und Frequenz der Paarungsrufe geeignet sind, die Abwehrbereitschaft des ♀ herabzusetzen.

Ähnliche Laute werden für vier andere Soricidenarten beschrieben: *Crocidura russula, C. suaveolens, C. jouvenetae* und *Suncus etruscus.* Ein etwas weiter gefaßter Literaturvergleich demonstriert die Präsenz derartiger Laute in mindestens vier Insektivoren-Familien (Soricidae, Erinaceidae, Tenrecidae, Tupaiidae).

Literatur

Brehm, A. E. (1877): Die Säugetiere. Brehms Thierleben. 2. Bd. Leipzig.

Bunn, D. S. (1966): Fighting and moult in shrews. J. Zool. (Lond.) **148,** 580—582.

Crowcroft, P. (1955): Notes on the behaviour of shrews. Behaviour **8,** 63—80.

Dehnel, A. (1952): The biology of breeding of common shrew *Sorex araneus* L. in laboratory conditions Ann. Univ. M. Curie-Sklod. (Sect. C) **6,** 359—376.

Eisenberg, J. F. (1964): Studies on the behavior of *Sorex vagrans.* Am. Midl. Nat. **72,** 417—425.

Eisenberg, J. F.; Gould, E. (1970): The Tenrecs: A Study in Mammalian Behavior and Evolution. Smithson. Contrib. Zool. No. **27,** 1—137.

Fons, R. (1974): Le repertoire comportemental de la pachyure etrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). La Terre et la Vie 1974, 131—157.

Frank, F.: Beitrag zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon).* Bonn. zool. Beitr. **4,** 187—194.

Gauckler, A. (1962): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Wasserspitzmaus, *(Neomys fodiens).* Bonn. zool. Beitr. **13,** 321—323.

Gould, E. (1969): Communication in three Genera of Shrews (Soricidae): *Suncus, Blarina* and *Cryptotis.* Communications in Behav. Biol., Part A, **3,** 11—31.

Gregory, M. (1975): Observations on vocalisation in the central african hedgehog *Erinaceus albiventris,* including a courtship call. Mammalia **39,** 1—7.

Hamilton, W. J. (1940): The biology of the smoky shrew (*Sorex fumeus fumeus* Miller). Zoologica (N. Y.) **25,** 473—492.

Herter, K. (1967): Die Insektenesser. In Grzimeks Tierleben. Bd. X, 183—263.

HUTTERER, R. (1976): Beobachtungen zur Geburt und Jugendentwicklung der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* L. (Soricidae-Insectivora). Z. Säugetierkunde **41**, 1—22.
— (1977): Haltung und Lebensdauer von Spitzmäusen der Gattung *Sorex* (Mammalia, Insectivora). Z. angew. Zool. **64**, 353—367.
HUTTERER, R.; VOGEL, P. (1977): Abwehrlaute afrikanischer Spitzmäuse der Gattung *Crocidura* Wagler, 1832 und ihre systematische Bedeutung. Bonn. zool. Beitr. **28**, 218—227.
JENKINS, P. D. (1977): Water shrew *Neomys fodiens*. In: The Handbook of British Mammals. Ed. by G. B. CORBERT and H. N. SOUTHERN, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. p. 57—61.
KOSCHNIK, K. (1974): Beobachtungen zur Ethologie einheimischer Soriciden. Staatsexamensarbeit Bielefeld (unveröffentlicht).
PETERSON, G. D. (1956): *Suncus murinus*, a recent introduction to Guam. J. Mamm. **37**, 278—279.
PITT, (1945): Mass movement of water shrew. Nature **156**, 247.
SALES, G.; PYE, D. (1974): Ultrasonic communication by animals. London.
SANDEN, W. VON (1949): Die Wasserspitzmaus. In: GUJA, Leben am See der Vögel. Marburg.
SCHÜTZ, H. (1932): Die Wasserspitzmaus. Kosmos **29**, 83—86.
SETON, LADY (1945): The water shrew — a mass migration. J. Soc. Preserv. Faun. Empire (Hertford) N. S. **51**, 18—19.
SORENSON, M. W. (1962): Some aspects of water shrew behavior. Am. Midl. Nat. **68**, 455 to 462.
TEMBROCK, G. (1973): Untersuchungen zur supraindividuellen Lautgebung. forma et functio **6**, 69—92.
— (1977): Tierstimmenforschung. Die neue Brehm-Bücherei **250**. Wittenberg, Lutherstadt.
VOGEL, P. (1972): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). Verh. Naturf. Ges. Basel **82**, 165—192.
WILLIAMS, H. W.; SORENSON, M. W.; THOMPSON, P. (1969): Antiphonal calling of the tree shrew *Tupaia palawanensis*. Folia primat. **11**, 200—205.

Anschrift des Verfassers: Dr. RAINER HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1

Daten zum Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820[1,2]

Von K. RICHARZ und H. SPRANKEL

Zentrum für Neurologie (Neuropathologie) der Justus-Liebig-Universität, Gießen

Eingang des Ms. 31. 8. 1978

Abstract

Data on territorial, sexual, and social behaviour of Tupaia glis Diard, 1820

Recording quantitatively the interactions and the territorial behaviour of sexual partners of *Tupaia glis* (9 pairs for about 6 years) caged under constant conditions, sex-specific roles were revealed. Measured elements of behaviour were scent marking, sniffing the partner, sexual behaviour, ritualised fighting, lying in bodily contact, mutual grooming, and agonistic behaviour. The main differences in the roles of sex partners in all parameters are a quanti-

[1] Herrn Prof. Dr. Dr. h.c.mult. WULF EMMO ANKEL zum 80. Geburtstag in Verehrung gewidmet.
[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 47, Virologie).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0336 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 336—356

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

tative phenomenon with a great dominant active part of the male. Females, however, show greater flexibility in selection of parameters. The posting of territory by rubbing the jugulo-sternal scent-gland field is more important than using the abdominal glands or urine and is mainly restricted to males with great individual differences. Function of marking the territory becomes evident in experimental fusing the territories of sex partners. Then the male follows a spatial pattern by preferring sites which were used for locomotion (traces, entry to the branches) respectively frequented as individual resting places in the branches and/or actively or passively marked before. The pair bonding phenomenon consists of permanent sexual attractivity and of identification with the territory. A distinct criterium for intensive pair bonding is lying in bodily contact. For this the animals prefer their individual resting places in common (synlocalization) during a phase of drowsiness around noon (synchronization). In this respect females contribute a much greater appetitive behaviour. The type of social organization in *Tupaia* — the family group — is defined by a permanent pair bonding. Its significane fore the species is discussed.

Einleitung

Gegenüber einer vorausgegangenen quantifizierten Untersuchung über nichtreproduktives Verhalten (Sprankel und Richarz 1976) wurden Anzahl der kontrollierten Individuen, Beobachtungszeitraum und Umfang des Datenmaterials erheblich erweitert. Ziel ist die quantifizierte Erfassung der für Tupaias charakteristischen Zweierbeziehung, also die Rollendefinition der Geschlechtspartner. Die Paarbeziehung wird als Sender-Empfängersystem verstanden. Weit mehr als beim Individualverhalten bildet bei den Partnerbeziehungen ihre Verschränkung mit dem Raum-Zeitsystem eine feste Größe. Es wird also versucht, Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Sozialstruktur und Topographie von Umweltangeboten (Kummer 1975, S. 69) aufzudecken. Bei einer sonst nur schwer durchführbaren multifaktoriellen Analyse sind bei der untersuchten Spezies mit ihrer relativ einfachen Sozialform, zumal hier die Jungenaufzucht nur gestreift wird, und in Anbetracht des bei Gefangenschaftshaltung stark abstrahierten, aber definierten „Territoriums" quantifizierbare Resultate zu erwarten. Der Aussagewert beruht auf über Jahre sich erstreckende individuelle Verhaltenslängsschnitte bzw. denjenigen von Paaren und ihren Nachzuchten (Richarz 1976).

Material und Methoden

Material

In die Untersuchung sind mit unterschiedlichem Umfang der Beobachtungszeit insgesamt 58 Tiere eingegangen, darunter 19 Wildfänge und 39 Nachzuchten unter definierten und vergleichbaren Bedingungen (16 eigene Zucht, 8 MPI f. Hirnforschung in Frankfurt, 15 Battelle-Institut)[3].

Die Einheitlichkeit des Untersuchungsgutes ist über die Herkunft aller Wildfänge aus der Umgebung von Bangkok gegeben. In Übereinstimmung mit der kritischen Auseinandersetzung von Frahm und Stephan (1976) mit dem einschlägigen taxonomischen Schrifttum betrachten wir unsere Tiere zur Spezies *T. glis* gehörig (vgl. auch Sprankel und Richarz 1976).

Haltung[4]

Abgesehen von den bei Sprankel und Richarz (1976) mitgeteilten Details über Käfiggrößen und Inventar erscheint uns bei der Haltung wegen der Vergleichbarkeit der Ergebnisse die Konstanz eines bestimmten „Milieus" wesentlich. Es ist durch die Besetzung eines Raumes

[3] Frau Dr. A. Schwaier und Herrn Dr. H. Stephan sei an dieser Stelle für ihre Unterstützung sehr herzlich gedankt.

[4] Herrn Prof. Dr. U. Schaefer danken wir für die Bereitstellung der Räume und das entgegengebrachte Interesse.

(ca. 8 m²) mit maximal 10 Individuen gegeben, verteilt auf Einzel-, Paar- und Familienkäfige. Grundsätzlich besteht Sichtkontakt; soll nur olfaktorischer Kontakt gegeben sein, wird dies durch Austausch von Maschendrahtwänden gegen solide Blenden erreicht. Innerhalb dieses im einzelnen nicht definierbaren Informationsflusses spielt der sich so einstellende artspezifische „Raumduft" offensichtlich für das Wohlbefinden der Tiere die wesentlichste Rolle. Etwa kann das Verbringen eines Tieres mit seinem unverändert belassenen Käfig in einen anderen Raum zu erheblichen Ausfällen in seinem Verhalten bzw. zu einer Verunsicherung führen, die sich neben extremem Meideverhalten in lebensbedrohender Nahrungsverweigerung äußert. Unter Konstanz der Haltungsbedingungen verstehen wir nicht das Festhalten an einem starren Pflegeplan, sondern die ununterbrochene Betreuung durch die (nur wenigen) Beobachter selbst und die zeitliche Orientierung der Verabreichung von Nahrung (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976) sowie der Reinigung am „Lebensrhythmus" der Vesuchstiere, insbesondere das Unterlassen jeglicher Manipulation um die Zeitpunkte gehäufter Kopulationen, ferner bei Geburten und während kritischer Phasen der Integration von Jungtieren. Die überschaubaren und unvermeidlichen Betriebsgeräusche einer Tierhaltung können dagegen als Störgrößen vernachlässigt werden.

Beobachtungsmethoden

Trotz des jahrelangen Umganges mit zahlreichen Einzelindividuen bzw. Familiengruppen zeigen die Tiere einen im einzelnen nicht erklärbaren sehr unterschiedlichen Grad von Zahmheit. Für eine schlüssige Befunderhebung blieb also nur die Möglichkeit, außerhalb der Tierräume sitzend durch ein kleines Fenster zu beobachten. Protokolliert wurden jeweils alle meßbaren Verhaltensweisen zusammen mit den örtlichen und zeitlichen Bezügen. Dies gilt nicht für die als Maß der spontanen lokomotorischen Aktivität herangezogenen allgemeinen Bewegungsformen (vgl. SPRANKEL und RICHARZ 1976, auch zu Einzelheiten des Protokollmodus).

Im Mittelpunkt der Untersuchungen standen ein etabliertes Paar (P1♂/P1♀) und zwei Einzeltiere (M1♂/W1♀), die unter Vereinigung der Reviere miteinander verpaart wurden. Als Vergleichstiere wurden 6 weitere Paare sowie eine Familiengruppe herangezogen. Nachdem sich herausgestellt hat, daß die für das Verständnis der Partnerbeziehungen wesentlichen Interaktionen an das „Geäst" gebunden sind, ist eine detaillierte Darstellung dieser Raumstruktur notwendig. Hierzu gehört eine kodifizierte Unterteilung der Kletteräste entsprechend der vorgegebenen Verzweigung (Abb. 1).

P1♂/P1♀ und M1♂/W1♀ standen zusammen etwa 200 Stunden unter Beobachtung. Die Beobachtungszeit für die Vergleichstiere beläuft sich auf ca. 1500 Beobachtungsstunden.

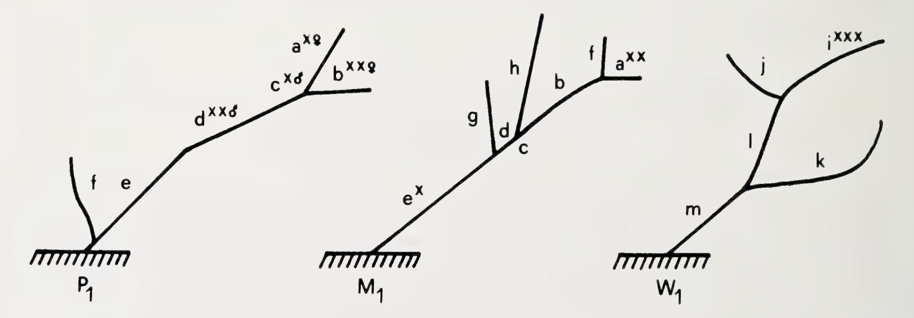


Abb. 1. Schemata der Kletteräste des integrierten Paares P_1, des solitären M_1♂ und W_1♀. (Kleine Buchstaben = Astabschnitte, x = 1. Kotplatz, xx = 1. Ruheplatz)

Territoriales Verhalten

Markieren

Tupaias markieren ihr Revier mit dem Sekret aus Duftdrüsen und mit ihrem Urin (SPRANKEL 1960, 1961 a, 1961 b). Das jugulo-sternale Duftdrüsenfeld (SPRANKEL 1961 b) wird bevorzugt eingesetzt. Übereinstimmend mit Ergebnissen von KAUFMANN (1965),

Martin (1968) und v. Holst (1973) markieren unsere ♀♀ im eigenen Revier kaum, während die ♂♂ täglich ihre Duftmarken erneuern. Die ♂♂ verstreichen ihr Sekret an bestimmten Aststellen, an Deckeln von Schlaf- und Wurfkisten, an deren Eingang, an Käfigecken, außerdem an Fichtenhölzern (als Laufstege) auf dem Boden und an der Bedienungsklappe (vgl. Sprankel und Richarz 1976, S. 78). Gelegentlich werden auch die Futternäpfe und Metallrohre der Wasserflaschen markiert. Neben dem Käfiginventar reiben die verpaarten ♂♂ ihre ♀♀ mit der jugulo-sternalen Region auf dem Rücken ein (Abb. 2, vgl. Sprankel 1961 b). Dieses Verhalten ist nach Martin (1968, S. 442) „strongly correlated with pair-bonding phenomena".

Bei den ♀♀ ist das Markieren weitgehend beschränkt auf neue Gegenstände im Revier und das Einreiben der Jungen im Nest (Sprankel 1961 a; Autrum und v. Holst 1968; v. Holst 1969). Unsere ♀♀ markierten normalerweise nie aktiv ihre Partner.



Abb. 2. P: ♂ markiert sein ♀ mit dem Sternalfeld auf dem Rücken

Das Sternalmarkieren kann auf zwei Arten erfolgen. Bei geringer Intensität wischen die Tupaias aus der Bewegung heraus mit der Brust über das Substrat. Dieses Verhalten kann gesteigert ablaufen, indem die Tiere flach aufliegend aus einer Stemmbewegung der Hinterextremitäten heraus mit der Sternalregion auf dem Substrat vor- und zurückrutschen.

Entsprechend der Topographie dieses Hautdrüsenorganes und nach den Lagebeziehungen bzw. der Körperhaltung müssen etwa beim Ruhen oder Kontaktliegen, schließlich bei der Kopulation, auch automatisch Duftstoffe übertragen werden. Die Häufigkeit solchen Markierens läßt sich aus den genannten Verhaltensweisen erschließen, einer weiteren Quantifizierung steht jedoch die im einzelnen schwer meßbare individuelle Breite der Sekretion entgegen (v. Holst und Lesk 1975).

Eine weitere Form des Duftmarkierens wird von Sprankel (1961 a) im Abreiben der Perinalregion vermutet und von Martin (1968) durch das Vorhandensein von „abdominal glands" als gesichert angesehen. Bei der von ihm als „sledging" bezeichneten Bewegung rutschen die Tiere mit der abdominalen Region schräge Äste hinunter. Übereinstimmend mit Martin (1968) kommt diese Verhaltensweise hauptsächlich bei ♂♂ vor, und zwar wesentlich seltener als das Sternalmarkieren.

Daneben setzen Tupaias Duftmarken mit Urin. Bevorzugt werden von allen Tieren in beiden Geschlechtern die glatten Fichtenhölzer durch „Einknicken bei der Miktion" markiert (vgl. Sprankel und Richarz 1976, Tab. 4). Eine Abnahme dieser Verhaltensweise bei verpaarten ♀♀, wie von Martin (1968) beschrieben, ist bei unseren Tieren nicht festzustellen. Häufig wird der frische abgesetzte Urin des ♀ vom ♂ berochen, das anschließend den Urinfleck mit dem Sternalfeld übermarkiert (Sprankel 1960).

Für die Markierfunktion des Kotes liefern unsere Haltungsbedingungen keine zwingenden Hinweise. Die Kotplätze dagegen besitzen meßbare Qualitäten, die sie als wichtige Fixpunkte im räumlichen Beziehungssystem der Partner erscheinen lassen. Gewisse stereotype und konservative Elemente bei Intensionsbewegungen, End- und Folgehandlungen des Defäkierens zeigen, daß das Koten auch ohne unmittelbare Markierfunktion eine feste Größe im Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten darstellt (vgl. Richarz 1976). Kotplätze werden offensichtlich nach den Kriterien Sicherheit und Bequemlichkeit ausgewählt. In Anbetracht fehlender Synchronisation des Kotens kann daher ein Kotplatz von allen Gruppenmitgliedern benutzt werden. Die hierbei zwangsläufig einheitlich fixierte charakteristische Körperhaltung (Sprankel und Richarz 1976, Abb. 13) kann als kurzfristig gegebene Gelegenheit zu einer Identitätskontrolle des Kotenden von anderen Gruppenmitgliedern wahrgenommen werden (vgl. Sprankel und Richarz 1976, S. 89).

Tabelle 1

Häufigkeiten des Sternalmarkierens der einzelnen Tiere pro Tag

(gemittelt; P_1: 80 h, M_1♂ und W_1♀: 50 h, P_2 1. Tag der Verpaarung: 10 h, P_2 ab 2. Tag: 40 h)

P_1♂	P_1♀	M_1♂	W_1♀	P_2♂ 1. Tag der Verpaarung	P_2♀ 1. Tag der Verpaarung	P_2♂ ab 2. Tag	P_2♀ ab 2. Tag
5,62±3,85*	1,37±1,30	31,80±6,14	0,60±0,89	60	9	20,00±8,28	1,00±0,81

* Mittelwert ± Standardabweichung.

Tab. 1 gibt eine Übersicht der Häufigkeiten des Sternalmarkierens pro Tag. P1♀ und das einzeln gehaltene W1♀ liegen im Niveau dicht beieinander. Die Werte der ♂♂ liegen mit großen individuellen Unterschieden weit über denen der ♀♀. Am

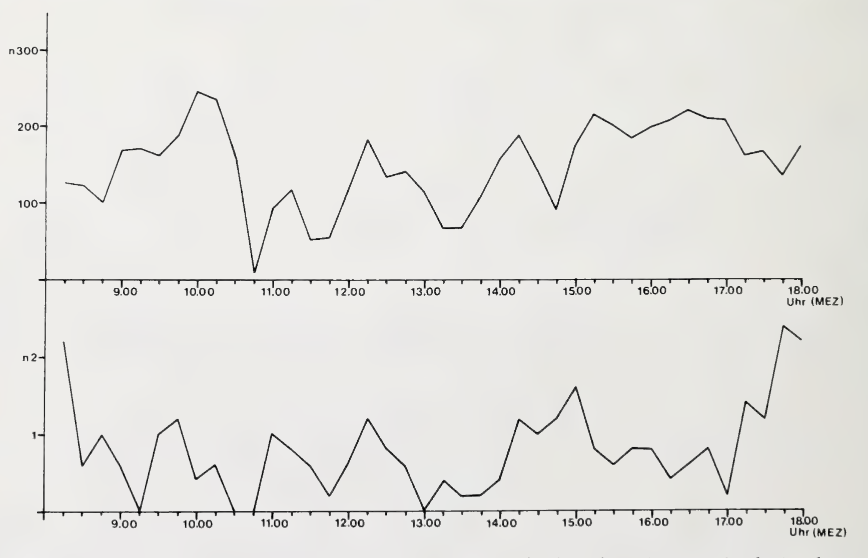


Abb. 3. Verteilung der Markierhäufigkeiten von M1♂ über den Tag, gemittelt (50 h); *oben:* Kurve der spontanen lokomotorischen Aktivität

ersten Tag der Verpaarung mit W1♀ steigert M1♂ seine Markiertätigkeit fast auf das Doppelte. Auch das ♀ markiert im neuen Revier zunächst häufiger, fällt aber ab 2. Tag auf das alte Niveau zurück, während M1♂ von diesem Zeitpunkt an um etwa 1/3 weniger markiert als bei seiner Einzelhaltung. Die Verteilung der Markierhäufigkeiten von M1♂ über den Tag (Abb. 3) weist Maxima zu Beginn und Ende der Aktivität auf, was den territorialen Bezug unterstreicht. Während der vor- und nachmittäglichen überwiegend durch Nahrungsaufnahme ausgefüllten Aktivität dagegen spielt Markieren eine untergeordnete Rolle.

In Tab. 2 ist ebenfalls von M1♂ die prozentuale Verteilung des Markierens verschiedener Örtlichkeiten vor und nach seiner Verpaarung aufgetragen. Von den in beiden Revieren durchlaufend mit kleinen Buchstaben gekennzeichneten Astabschnitten (vgl. Abb. 1) sind nur die, die einen Bezug zum Markieren haben, in die Tabelle eingegangen. Hier sind vertreten: Das Markieren mit dem jugulosternalen Drüsenfeld in den beiden Intensitätsstufen [(geringere, höhere Intensität), das Markieren mit der abdominalen Region und das Urinmarkieren in Form des Trippelns, beide zusammengefaßt (M.)]. Nicht aufgenommen wurde hier das Urinieren mit Einknicken, da es wegen Beobachtungsschwierigkeiten quantitativ nicht erfaßbar war (Kriterium: Urinfleck!).

Tabelle 2

Prozentuale Verteilung des Markierens von M1 ♂ vor und nach der Verpaarung. Markierungsfrequenz von M1 ♂ in %

Zeichenerklärung: M = Markieren mit der Abdominalregion + Urinmarkieren durch Trippeln, kleine Buchstaben = Astabschnitte, K = Kasteneingang, KD = Kastendeckel, Bo = Bodenwechsel (Fichtenhölzer), G = Gitter, FS = Frontscheibe, x = 1. Kotplatz, xx = 1. Ruheplatz

			solitär	1. Tag verp.	ab 2. Tag
Sternalm. geringerer Intens.	Revier ♂	e^x	4	3	4
		f	2	–	–
		g	41	–	11
		h	3	–	–
		K	2	–	–
		G	15	–	2
	Revier ♀	i^xxx		10	17
		j		2	4
		k		5	7
		m		–	3
		K		2	4
		KD		3	–
		Bo		8	17
		G		2	5
		FS		–	1
		♀		–	3
			67	**35**	**78**
Sternalm. höherer Intens.	Revier ♂	e^x	19	5	1
		h	1	–	–
		KD	1	–	–
		Bo	8	–	1
	Revier ♀	i^xxx		18	4
		j		2	–
		k		3	1
		l		8	1
		m		12	4
		KD		–	1
		Bo		13	8
			29	**61**	**21**
M.	Revier ♂		4	2	1
	Revier ♀			2	
			4	**4**	**1**
		Summe	**100**	**100**	**100**

Das solitäre M1♂ bevorzugt mit 67 % das Sternalmarkieren geringerer Intensität. Räumlich ist es mit großem Abstand auf den Astabschnitt g konzentriert. Er ist das erste aus der Bewegung heraus leicht zu markierende „Hindernis", das sich ihm bei dem häufig belaufenen Wechsel „Aufstieg ins Geäst" entgegenstellt. [Bei P1 ♂ z. B. fehlt beim Einstieg in das Geäst eine solche natürliche Wegmarke; er verwendet dann das in entsprechender Höhe in den Käfig hineinragende Rohr (Übergang e/d) der Trinkflasche als Substrat für das Sternalmarkieren geringerer Intensität]. Neben dem an erster Stelle stehenden Weg innerhalb des Territoriums, nämlich dem zu dem wichtigen Ruheplatz (a), erreicht das Markieren der künstlich vorgegebenen Reviergrenze, des Gitters (G), mit 15 % den nächst höheren Wert.

Beim Sternalmarkieren höherer Intensität des solitären M1♂ ragen

der unmittelbare Einstieg ins Geäst (e) und die auf dem Boden liegenden Fichtenhölzer (Bo) als vorgegebene Wechsel mit 19 bzw. 8 % heraus. Die zusammengefaßten Anteile von Markieren mit der abdominalen Region und Urinmarkieren durch Trippeln sinddemgegenüber sehr gering. Für das erste werden die ineinander übergehenden Astabschnitte h und d in Anspruch genommen, während für das Trippeln nur der längere, wenig geneigte Abschnitt e, die horizontalen Fichtenhölzer bzw. der Kastendeckel in Frage kommen, denn die hierbei stark ritualisierte Bewegungsform mit teilweise synchronem „Ausrutschen" mit der Hinterextremität erfordert ein flaches Aufliegen von Hand- und Fußsohle, läßt also Krallenklettern nicht zu.

Nach der Vereinigung der Reviere beschränkt sich das ♂ am 1. Tag in seinem angestammten Revier auf das Sternalmarkieren des Einstiegs (e) seines Astes, wobei die geringere Intensitätsstufe fast gleichbleibt (auch später) und die stärkere sowie das Markieren der Bodenwechsel durch Trippeln reduziert werden. Das „sledging" wird im eigenen Revier als auch in dem des ♀ selbst nach dem 2. Tag (Ende der Beobachtung am 8. Tag) nicht mehr beobachtet. Das Trippeln am 1. Tag der Vereinigung ist insgesamt höher als während des solitären Status und verteilt sich anteilig gleich auf beide Reviere. Unter Beibehaltung dieser Verteilung sinkt das Markieren der Bodenwechsel durch Trippeln ab dem 2. Tag unter das Ausgangsniveau.

Am ersten Tag der Verpaarung verhalten sich die Anteile der beiden Intensitätsstufen des sternalen Markierens fast reziprok. Im Geäst des ♀ zielt die Markiertätigkeit insbesondere mit der hohen Intensitätsstufe auf den 1. Ruheplatz (i), der hier gleichzeitig (zufällig?) 1. Kotplatz ist. Ihm folgen mit geringem Unterschied der dorthin führende „Stamm" (m) und die Wechsel auf dem Boden (Bo). Das zuvor völlig fehlende Sternalmarkieren geringerer Intensität von Bodenwechseln steigert sich ab dem 2. Tag auf mehr als das doppelte im Revier des ♀. Selbst wenn auch die höhere Intensität wieder abfällt auf das Niveau des angestammten Reviers, sind diese Zahlenverhältnisse Hinweis dafür, daß auch außerhalb des Geästes eine neue partnerbezogene Markiertätigkeit aufgetreten ist. Bekanntlich kontrollieren ♂♂ den bevorzugt auf den horizontalen Wechseln abgesetzten Harn der ♀♀ olfaktorisch, um diesen sternal zu markieren. Offensichtlich ist die Markiertätigkeit des ♂ von dem neuen Sexualpartner sogar über den 8. Tag hinaus so sehr in Anspruch genommen, daß er die olfaktorische Kennzeichnung seines Territoriums im vorgegebenen Grenzbereich Gitter (G), die bei solitärer Haltung den hohen Wert von 15 % erreicht, insgesamt nur auf 7 % steigert. Das einzige was in seinem alten Revier ab 2. Tag eine gewisse Attraktivität zurückgewinnt, ist der „bequem" zu bereibende Astabschnitt g. Erst ab dem 2. Tag wird der neue Sexualpartner mit dem jugulo-sternalen Drüsenfeld aktiv berieben.

Fortpflanzungsverhalten

Sexualverhalten

Bei Tupaias mit kaum entwickeltem Sexualdimorphismus lassen sich die Geschlechterrollen abgesehen von den physiologisch festgelegten, nur durch eine möglichst weitgehende Aufgliederung des Sexualverhaltens in Einzelelemente abgrenzen. Man darf bei Tupaias von einer beim ♂ permanent vorhandenen sexuellen Appetenz ausgehen (Sprankel 1961 a; Kaufmann 1965; Conaway und Sorenson 1966; Sorenson 1970).

Methodischer Ansatzpunkt für die Kennzeichnung aller sexuellen Kontakte bildet die Balz mit rasch wechselndem und sich überlagerndem affinen (kohäsiven) und diffugen (agonistischen) Verhalten. So kommt es häufig nach der Kontaktaufnahme zu ritualisierten, lautlosen Kämpfen (Sprankel 1961 a; Abb. 4), die mit Fliehen des ♀

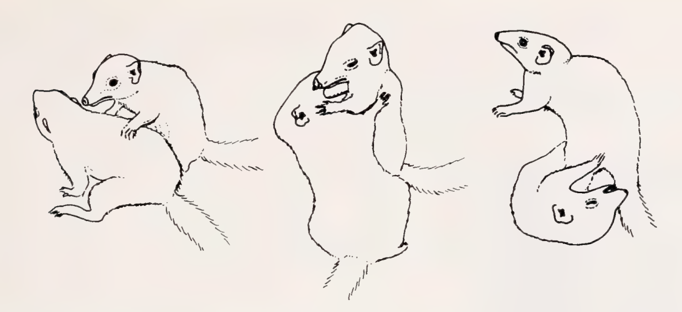


Abb. 4. Tupaia-Paar. Phasen eines ritualisierten Kampfes; entwickelt sich aus engem Umkreiseln bei hoher Erregung, wechselseitigem Kontrollieren der Genitalregion und/oder nasonasalem Kontakt bzw. Koitusversuchen. *Links:* das ♀ den Partner mit den Vorderextremitäten berührend. *Mitte:* Sich-gegeneinander-Aufrichten, Maulaufreißen mit Beißhemmung beim ♂, dabei Pfotenschlagen und vor allem „Betrillern" von seiten des hochaktiven ♀. *Rechts:* Das ♂ hat sich auf den Rücken geworfen, wälzt sich um das katzbuckelnde ♀, setzt das Pfotenspiel fort, zuweilen den Schwanz mit Kieferbewegungen leicht fixierend. (Fotovorlage: W. B. Spatz)

dem Folgen-Lassen des ♂, dem Treiben, und schließlich der Kopulation enden. Beim Treiben beriecht das ♂ immer wieder die Genitalregion des ♀ und beginnt sie zu belecken, sobald das ♀ seinen Lauf verlangsamt. In einer intensiven Treibphase stemmt das ♂ oft den Hinterkörper seiner Partnerin durch Stoßen mit der Schnauze hoch (Abb. 5 d). Ein schließlich paarungswilliges ♀ erstarrt gelegentlich im Lauf, katzbuckelt, das ♂ beleckt dann mit großer Intensität die Genitalien (Abb. 5 e). Intermittierend beleckt das ♂ seinen Penis und zieht ihn durch den Mund; durch Flucht animiert das ♀ den Partner zu erneutem Treiben. Im weiteren Verlauf des Treibens kommt es endlich zu gehäuften Aufreitversuchen des ♂, wobei es die Lumbalregion des ♀ umklammert. Nach erfolgreicher Kopulation lecken ♂ und ♀ ihre Genitalien. Nach unseren Beobachtungen zum Ablauf der Begegnung der Partner (vgl. Schloeth 1956) in der nichtreproduktiven Phase entspricht diese den initialen sexuellen Kontakten. Diesem Verhalten raum-zeitlich vorausgehende Komponenten sind im Abschnitt

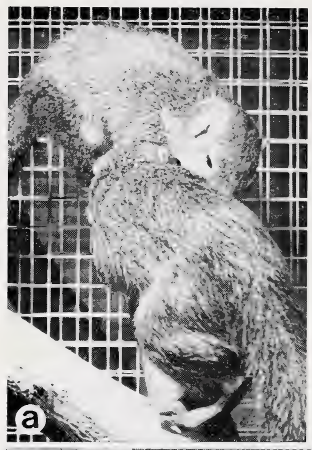
Tabelle 3

Prozentanteile aller sexuellen Kontakte der Partner eines eingespielten Paares (P_1) und eines experimentell vereinigten (P_2) im Vergleich bzw. zeitlichen Ablauf

Beobachtungszeitraum: P_1: 80 h, P_2 1. Tag der Vereinigung: 10 h, P_2 ab 2. Tag: 40 h; in Klammern absolute Häufigkeiten

	P_1♂	P_1♀	P_2♂ 1. Tag der Verpaarung	P_2♀ 1. Tag der Verpaarung	P_2♀ ab 2. Tag	P_2♀ ab 2. Tag
sexuelle Begegnung	73,32 (948)	0,0 (0)	7,20 (27)	4,88 (2)	44,84 (343)	56,92 (37)
Treiben	17,40 (225)	0,0 (0)	42,13 (158)	0,0 (0)	21,83 (167)	0,0 (0)
ritualisierte Kämpfe	5,80 (75)	100,0 (75)	10,40 (39)	95,12 (39)	3,66 (28)	43,08 (28)
Kopulations-versuche + Kopulation	3,48 (45)	0,0 (0)	40,27 (151)	0,0 (0)	29,67 (227)	0,0 (0)
	94,52 (1293)	5,48 (75)	90,14 (375)	9,86 (41)	92,17 (765)	7,83 (65)

Territoriales Verhalten angedeutet. Eine detaillierte Analyse optischer Signale aus Körperhaltung, Bewegung, Mimik, eventuell Schwanzsträuben (vgl. Begegnungssituation, Kontaktliegen, Kothaltung), muß in Ermangelung apparativ aufwendiger Aufzeichnungsmöglichkeiten vorerst offen bleiben.



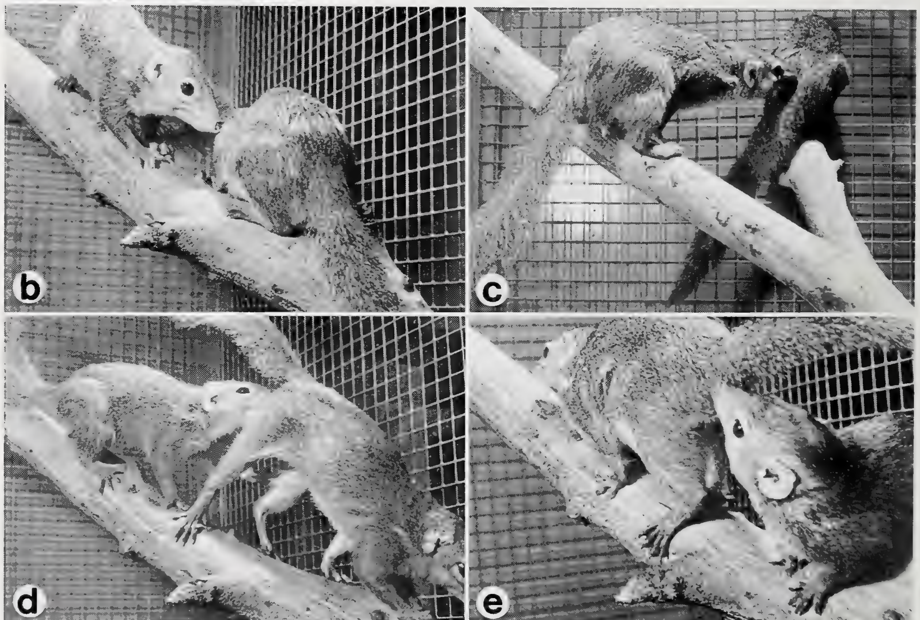


Abb. 5. P_1 sexuelle Kontakte. *a—c:* „sexuelle Begegnung". a: Wechselseitiges Beriechen in der Halsregion während der Lokomotion (P_1♂ vorn, Initiator). Beachte den „passiven Gesichtsausdruck" des ♀, erkennbar an der Lidverengung; b: Olfaktorische Kontrolle des ruhenden ♀ bei seitlicher Annäherung; c: Wie vor, „Anstoßen" des ♀ mit leicht geöffnetem Mund an der Schwanzwurzel. *d—e:* Treibphasen. d: P_1♀ duldet mit gespreizter Hinterextremität teils vom ♂ durch Schnauzenstoßen angehoben das Belecken der Genitalien; e: P_1♀ später katzbuckelnd verharrend in der Präkopulationsphase, das ♂ riechend und intensiv leckend

Nach dem Bewegungsablauf beim ersten körperlichen Kontakt muß es sich um eine olfaktorische Kontrolle handeln, auf der in erster Linie das wechselseitige Sich-Erkennen (Identität, Zustand) beruht. Dies ist ein Rückschluß aus den ethologisch deutbaren Folgehandlungen, wie hier, Balz oder Kontaktliegen.

Bei sich wenig kennenden Tieren ist aus der Bewegung heraus der naso-nasale Kontakt häufig, der bis zum wechselseitigen Beriechen der Halsregion gehen kann (Abb. 5 a). Bei vertrauten Partnern duldet der sich in Bewegung befindliche meist sofort eine naso-genitale Kontrolle ohne eine vorausgegangene optische Zuwendung.

Der Kontakt zum ruhenden Partner läuft ebenfalls über den Hals und/oder weiter zu einem Anstoßen der Schwanzwurzel bzw. Beriechen der Genitalregion (Abb. 5 b, c). Diese Ableitung der Begegnung aus dem Sexualverhalten liefert der Vergleich des etablierten Paares P_1 mit dem experimentell vereinigten P_2 (M_1♂ und W_1♀).

Bezüglich der Situation von Paar P_2 kann man erfahrungsgemäß von einem sexuellen Stau ausgehen, der sich sofort entlädt und keine anderen als die zuvor geschilderten Elemente bis zur Kopulation enthält. Sie entsprechen auch vollkommen denjenigen des Paares P_1, das nicht einem solchen „sexuellen Druck" unterliegt. Beim Zahlenvergleich fällt der nahezu übereinstimmend hohe prozentuale Gesamtanteil der ♂♂ an den Kontakten auf (Tab. 3). Der aktive Anteil der ♀♀ am Sexualverhalten beschränkt sich auf die Verhaltensweisen ritualisierte Kämpfe und sexuelle Begegnung. Bei dem gut eingespielten Paar P_1 ist ritualisiertes Kämpfen die einzige Strategie des ♀, mit der es aktiv die Annäherung des ♂ beantwortet. Bei den Interaktionen von P_2 gehen ab dem 2. Tag die Elemente Treiben, ritualisierte Kämpfe, Kopulationsversuche bzw. Kopulationen deutlich zugunsten der sexuellen Begegnung zurück und nähern sich so im männlichen Geschlecht den Verhältnissen bei P_1♂. Hier fällt allerdings auf, daß das P_2♀ seinerseits ab dem 2. Tag seinen Anteil an sexuellen Begegnungen erheblich steigert. Damit und im ganzen ist gezeigt, daß die Begegnung von Partnern auf der wechselseitigen sexuellen Attraktivität beruht. Wie bereits dargestellt, verschiebt sich im Laufe des Kennenlernens die aktive Rolle im Sexualverhalten nahezu vollständig zum männlichen Geschlecht hin. Das Sexualverhalten beschränkt sich schließlich auf die sexuelle Begegnung, die damit die Bedeutung permanenter Indentitätskontrollen erlangt.

Sozialverhalten

Nachdem seither die Herkunft von Signalen aus dem Konflikt zwischen Annäherung und Meidung (affines und diffuges Verhalten) an den Phänomenen Territorialität und Sexualität aufgezeigt wurde, stehen noch die Elemente aus, die herkömmlich dem sozialen Bereich zugerechnet werden.

Bei *Tupaia glis* gehören hierher Belecken und/oder Fellkämmen des Partners (soziale Körperpflege) und Ruhen in Körperkontakt.

Über wechselseitige Körperpflege bei adulten Tupaias liegen nur wenige Angaben vor: Sprankel (1961 a) und Andrew (1964) stellen bei ihren Tieren keine soziale Körperpflege fest. Sorenson (1970, S. 176—177) findet „mutual grooming between males and females, males and males, and females and females...", „although it is rarely reciprocal" (vgl. auch Sorenson und Conaway 1966). Martin (1968) be richtet, daß die ♂♂ häufig vor dem gemeinsamen Ruhen mit ihren unteren Incisivi über das Nackenfell der ♀♀ kämmen. Dieses Verhalten findet auch unabhängig vom Ruhen statt und ist zu flüchtig, um Reinigungsfunktion zu besitzen Vandenbergh (1963) sah nur zweimal bei *Tupaia glis* Fellpflege, während die Tiere nebeneinander lagen. Einmal beleckte ein ♀ das Maul eines ♂, um dann bei geöffnetem Mund mit den unteren Incisivi dem Partner über den Kopf und das Ohr zu kämmen. Im zweiten Fall beleckte das ♂ den Mund des ♀.

Das flüchtige Belecken und Anstoßen der ♀♀ mit geöffnetem Mund durch die ♂♂ steht den „sexuellen Kontakten" näher, eine echte soziale Körperpflege liegt diesem Verhalten nicht zugrunde (vgl. Tab. 7, P_1♂). Entsprechend Tabelle 3 wäre es eine auf die „sexuelle Begegnung" folgende Stufe. Auch Sorenson (1970) stellt fest, daß ♂—♀ grooming „sex-directet" (S. 177) ist und die ♂♂ aller untersuchten Species außer *T. minor* an den ♀♀ immer dann Fellpflege versuchen, wenn diese sich dem Östrus nähern. Neben dieser sexuell gefärbten flüchtigen Körperpflege, dann häufig

ausgeführt, wenn beide Tiere in Bewegung sind, findet diese Behandlung des Partners im entspannten Feld in intensiverer Form statt. Meist ist es ein ♀, das seinen Partner während des gemeinsamen Ruhens in der Kopfregion und auf dem Rücken beleckt. Bei zwei unserer ♀♀, die zusammen gehalten wurden, kam diese Verhaltensform häufiger vor als bei heterosexuellen Paaren. Solcher Sozialkontakt konnte häufig beobachtet werden zwischen einer Mutter und dem heranwachsenden Jungen nach Abliegen der Mutter auf das Jungtier (hier ein ♂) zum gemeinsamen mittäglichen Ruhen. Für ein Paar ist weitaus wichtiger als soziale Körperpflege das Phänomen des gemeinsamen Ruhens in Körperkontakt, das Kontaktliegen (nach Tembrock).

Hierzu findet sich eine charakteristische Abbildung eines Paares von *Urogale* bei Polyak (1957). Sprankel (1961 a) beschreibt das gemeinsame Ruhen eines Paares auf der Schlafkiste im Verlauf der täglichen Ruheperioden. Auch Sorenson und Conaway (1964) sprechen von einer „pairing tendency“ (S. 80) in der mittäglichen Ruheperiode. Martin (1968) beobachtet ebenfalls eine „mutual resting posture“ (S. 461) bei Paaren in großen Käfigen auf flachen, erhöhten Unterlagen. Sorenson (1970) beschreibt das Aufeinanderliegen von 2 bis 5 Individuen, sogar von verschiedenen Spezies, und die Abnahme dieses „piling phenomenons“ (S. 175) in Perioden zunehmender Temperatur. Hierzu gilt im einzelnen für *T. chinensis:* „During rest periods as many as six females slept on top of another in a pile. These piles sometimes contained the dominant male (at the bottom of the pile) but never subordinate males.“ (Hasler und Sorenson 1974, S. 300). v. Holst (1974) findet das Kontaktliegen bei gut züchtenden, also harmonisierenden Paaren häufig.

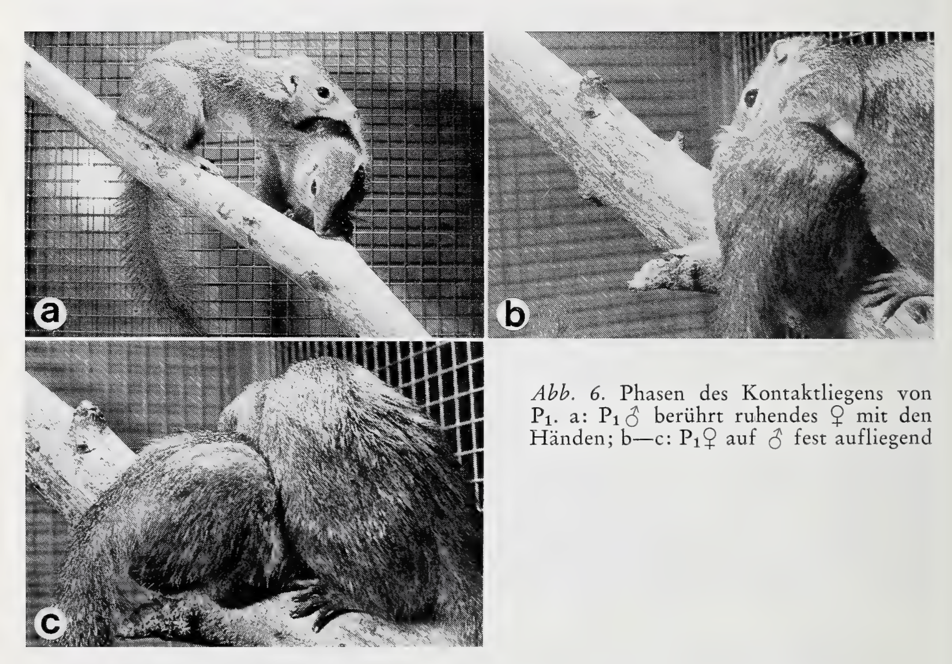


Abb. 6. Phasen des Kontaktliegens von P_1. a: P_1♂ berührt ruhendes ♀ mit den Händen; b—c: P_1♀ auf ♂ fest aufliegend

Bei unseren Tieren kommt es bei dem eingespielten Paar P_1 regelmäßig zum Kontaktliegen: z. B. P_1♂ ruht auf seinem bevorzugten Platz Ad (vgl. Sprankel und Richarz 1976, Tab. 6), P_1♀ nähert sich vorsichtig, verharrt einen Moment und stützt sich zunächst mit den Händen auf dem Rücken des Ruhenden ab. Erfolgt keine abweisende Reaktion, legt sich das Tier fest mit dem Vorderkörper auf das ruhende ♂ (Abb. 6). Der auf einem Platz bestimmter Wertigkeit ruhende Partner

hat also Auslösecharakter. Von den visuellen Signalen, deren Klassifizierung und Quantifizierung nicht Gegenstände dieser Untersuchung waren, sind in diesem Zusammenhang ferner, neben der entspannten Körperhaltung insgesamt, sicher der auf dem Substrat abgestützte Kopf und eventuell das Dösgesicht mit halbgeschlossenen Augen von Bedeutung (vgl. Sprankel und Richarz 1976, Abb. 14, 15). Zu der vorsichtigen Annäherung gehört eine ebenso sich steigernde Skala von abweisenden Ausdrucksbewegungen von seiten des Ruhenden. Kopfheben und Zuwenden, also Anstarren, führen zum stationären Status, der durch kurzes Maulsperren und/oder damit verbundenem Drohlaut schon zum diffugen werden kann, auch ohne weitere Änderung der Körperhaltung.

Tabelle 4

Verteilung der Häufigkeiten der Appetenz zum Kontaktliegen bei P1 über den Tag, aufgeschlüsselt nach dem sich auflegenden Partner

(gemittelt; Beobachtungszeitraum: 80 h; AM = Aktivitäts-Maximum)

	8.00—10.30	10.30—13.00	13.00—15.30	15.30—18.00
	AM	Ruhephase		AM
P1 ♂	0,75 ± 1,03	0,50 ± 0,92	1,25 ± 1,38	0,50 ± 0,75
P1 ♀	1,87 ± 2,99	3,12 ± 3,79	2,37 ± 2,06	1,00 ± 0,92

Zur Klärung des Stellenwertes des Kontaktliegens innerhalb des Sozialverhaltens der Tupaias verglichen wir das eingespielte Paar P1 mit dem neuverpaarten Paar P2: Entsprechend Tab. 4 besitzt das ♀ die mehr als doppelt so hohe Appetenz zum Sich-Auflegen als das ♂ im Durchschnitt des Tagesablaufes, was in der streng fixierten mittäglichen Ruhepause besonders deutlich wird.

Diese ♀-Rolle läßt sich gemäß Tabelle 5 weiter differenzieren, indem es nur in einem Siebentel der Fälle in der Position ♂ auf ♀ den Partner abweist und bei umgekehrter Lagebezeichnung etwa in der Hälfte seiner deutlich häufigeren Versuche nicht zum Abliegen kommt.

Abgesehen vom Geschlecht der Tiere hängt das positive Ergebnis von dem Stellenwert der Ruheplätze ab. Hierbei ist auffällig, daß die größte Erfolgsquote in der

Tabelle 5

Häufigkeit des Kontaktliegens von P1 an verschiedenen Ruheplätzen, aufgeschlüsselt nach den Lagebeziehungen der Partner

(♀/♂ = ♀ oben, ♂/♀ = ♂ oben), erfolgreiches Kontaktliegen (+) und abgewiesene Versuche (—); Ruheplätze (kleine Buchstaben = Astabschnitte, KD = Kastendeckel, Bo = Fichtenholz), Rangordnung der Ruheplätze für die beiden Geschlechter, einschließlich bei getrenntem Ruhen (vgl. Sprankel und Richarz 1976, Tab. 6)

Ruheplätze	Rangordnung für ♂/♀	Lagebeziehungen ♀/♂ +	♀/♂ —	♂/♀ +	♂/♀ —	Summe +	Summe —
a	2/2	22	5	4	2	26	7
b	3/1	7	7	2	—	9	7
c	4/4	4	—	1	—	5	—
d	1/3	9	9	14	1	23	10
KD	7/6	2	—	—	—	2	—
Bo	5/7	—	2	—	—	—	2
Summe		44	23	21	3	65	26

1. Kategorie (♀ auf ♂) nicht an die jeweiligen 1. Ruheplätze der Tiere gebunden ist. Der in beiden Geschlechtern an 2. Stelle stehende Platz (a) weist mit Abstand den höchsten Wert auf; der beiderseits den 4. Rang einnehmende Platz (c) ist dadurch ausgezeichnet, daß das ♀ nicht abgewiesen wird. An den ersten Ruheplätzen von ♂ (d) und ♀ (b) wird das ♀ jeweils in der Hälfte der Fälle abgewiesen, allerdings besitzt das ♂ für das ♀ eine geringfügig größere Attraktivität, wenn es auf seinem 1. Platz ruht, gegenüber der Inanspruchnahme des 1. Platzes des ♀. Bei der 2. Möglichkeit der räumlichen Partnerbeziehung (♂ auf ♀) steht dagegen mit großem Abstand vor dem gemeinsamen Platz (a) nach Frequenz und Erfolg der 1. Ruheplatz des ♂ (d).

Der hohe Wert des Kontaktliegens als Phänomen der Partnerbindung muß bei der Gegenüberstellung von P_1 und dem Verhalten von P_2 in den ersten 4 Tagen nach der Vereinigung besonders deutlich werden. Bei beiden Paaren demonstrieren die ♀♀ die größere Bereitschaft zum Kontaktliegen, auch wenn sie im Gegensatz zu den ♂♂ mehr Mißerfolge erfahren (Tab. 6). Die maximale Ruhezeit ohne Positionswechsel

Tabelle 6

Vergleich der Häufigkeiten der Appetenz zum Kontaktliegen pro Tag zwischen einem harmonisierenden Paar (P_1, Beobachtungszeitraum: 80 h) und einem neuen Paar (P_2, Beobachtungszeitraum: 40 h) ab 2. Tag der Verpaarung, aufgeteilt in erfolgreiches Kontaktliegen auf dem Partner und durch diesen abgewehrte Versuche

	P_1♂	P_1♀	P_2♂ ab 2. Tag	P_2♀ ab 2. Tag
erfolgreich	2,62 ± 1,99	5,00 ± 3,92	0 ± 0	0 ± 0
abgewehrt	0,37 ± 0,74	3,37 ± 3,11	0,50 ± 1,00	2,00 ± 3,36

betrug beim Paar P_1 13 min. Bezeichnenderweise lag dabei das ♀ auf dem ♂. In umgekehrter Haltung ruhten die Tiere maximal 9 min 40 sec lang. Unter Einschluß von Positionswechseln betrug die gemeinsame Ruhedauer von P_1 höchstens 15 min. P_2 dagegen erreicht in dem Beobachtungszeitraum diesen Grad der Partnerbindung noch nicht, es bleibt bei abgewehrten Versuchen (Tab. 6). Die Initiativen hierzu gehen, wie nicht anders zu erwarten, überwiegend vom ♀ aus und erreichen vergleichsweise nur geringe Werte. Erfolgreiches Kontaktliegen kommt erst am 47. Tag nach der Verpaarung zustande. Es fand auf Fichtenhölzern statt und erreichte auf diesem breiten Substrat die Dauer von 15 min. unter Beibehaltung der Eingangsposition. Nach dem seither Gesagten ist es charakteristisch, daß das ♀ auf dem ♂ ruhte.

In der Tabelle 7 sind alle von uns geprüften Interaktionen unserer beiden Versuchspaare nach ihrer prozentualen und absoluten Zusammensetzung miteinander verglichen. Dies unterstreicht, daß das Zusammenspiel von Partnern mit weitem Abstand auf sexuellen Komponenten beruht, die im wesentlichen die Aktivität des ♂ ausmachen. Die Anteile aus Körperpflege, Kontaktliegen und agonistischem Verhalten spielen eine untergeordnete Rolle. Unter den stark zurücktretenden Aktivitäten der ♀♀ hat für P_1♀ Kontaktliegen das größte Gewicht. Innerhalb der experimentellen Vereinigung ist auch für das P_2♀ diese soziale Leistung erkennbar. Gleichzeitig aber ist im Gegensatz zu P_1♀ sein agonistisches Verhalten auffällig als mögliche Reaktion auf die hohe Aktivität seines Partners im sexuellen Bereich, insbesondere in bezug auf die große Zahl von Kopulationsversuchen und Kopulationen.

Tabelle 7

Prozentuale Verteilung aller Kontakte auf die Partner eines Paares

(in Klammern: absolute Häufigkeit; + = ausschließlich abgewiesene Versuche; Beobachtungszeitraum: vgl. Tab. 3)

	P1 ♂	P1 ♀	P2 ♂ 1. Tag der Verpaarung	P2 ♀ 1. Tag der Verpaarung	P2 ♂ ab 2. Tag	P2 ♀ ab 2. Tag
sexuelle Begegnung	69,25 (948)	0,0 (0)	7,12 (27)	4,00 (2)	43,53 (343)	35,24 (37)
Treiben	16,44 (225)	0,0 (0)	41,69 (158)	0,0 (0)	21,19 (167)	0,0 (0)
ritualisierte Kämpfe	5,48 (75)	51,37 (75)	10,29 (39)	78,00 (39)	3,55 (28)	26,67 (28)
Kopulationsversuche + Kopulationen	3,29 (45)	0,0 (0)	39,84 (151)	0,0 (0)	28,81 (227)	0,0 (0)
soziale Körperpflege	3,80 (52)	0,68 (1)	0,0 (0)	0,0 (0)	0,25 (2)	4,76 (5)
Kontaktliegen	1,75 (24)	45,89 (67)	0,0 (0)	4,00 (2)+	0,25 (2)+	7,62 (8)+
agonistisches Verhalten	0,0 (0)	2,05 (3)	1,06 (4)	14,00 (7)	2,41 (19)	25,71 (27)
	90,36 (1369)	9,64 (146)	88,34 (379)	11,66 (50)	88,24 (788)	11,76 (105)

Tabelle 8

Gesamtinteraktionen von Geschlechtspartnern pro Tag

(Beobachtungszeitraum: vgl. Abb. 7)

P1 ♂	P1 ♀	P2 ♂ ab 2. Tag	P2 ♀ ab 2. Tag	P2 ♂ 1. Tag	P2 ♀ 1. Tag
171,12 ± 35,79	18,25 ± 7,53	197,00 ± 35,86	26,25 ± 8,50	379	50

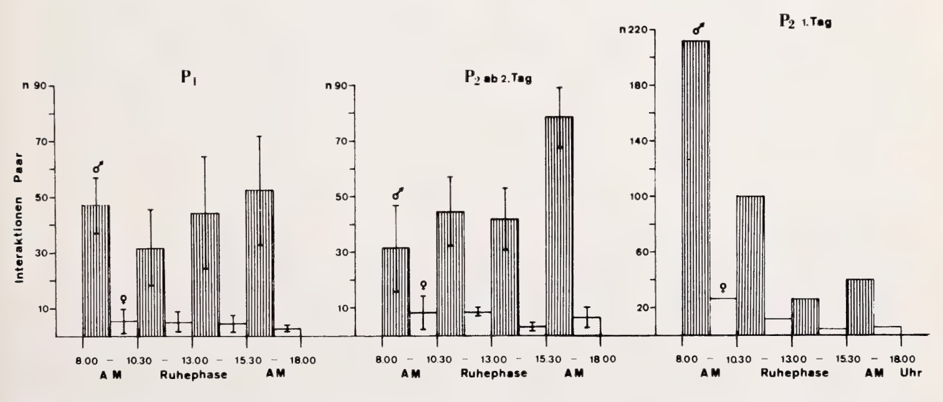


Abb. 7. Verteilung aller Interaktionen über den Tag. Paar P_1: Beobachtungszeitraum 80 h; Paar P_2: 1. Tag der Vereinigung, Beobachtungszeitraum 10 h; Paar P_2: ab 2. Tag, Beobachtungszeitraum 40 h. (AM = Aktivitätsmaximum)

Die Gültigkeit dieser Gesetzmäßigkeiten in der Rollenverteilung der Geschlechter findet sich im Zahlenvergleich aller Interaktionen bezogen auf einen Tag bestätigt (Tabelle 8): Sie wird noch nicht einmal tangiert durch eine Neuverpaarung; lediglich am Tag der Erstbegegnung sind die Absolutwerte für die beiden Geschlechter linear verdoppelt. Die bis jetzt am Tagesdurchschnitt abgeleiteten Gesetzmäßigkeiten werden auch nicht durchbrochen durch die von der Tagesperiodik bestimmten Aktivitätsschwankungen (Abb. 7, P_1 und P_2 ab 2. Tag). Lediglich bei den ♂♂ scheint die Tendenz vorzuliegen, während des abendlichen Aktivitäts-Maximums verstärkt mit den ♀♀ zu interagieren. Bei dem ab dem 2. Tag der Vereinigung bei weitem noch nicht eingespielten Paar P_2 ist der herausragend hohe Wert des ♂ am Abend sicher dahingehend zu deuten, daß die Benutzung eines gemeinsamen Unterschlupfes zum Schlafen das ♂ zu verstärkten Interaktionen aktiviert. Die Werte für das ♂ an der morgens installierten Erstbegegnung (P_2 1. Tag) sprechen für sich; die Komplexität der Interaktionen bei einer solchen experimentellen Vereinigung werden im folgenden in einer 10-stündigen Chronologie im einzelnen abgehandelt.

Synchronisation eines Paares im Vereinigungsversuch

Nach der Kennzeichnung der Elemente der Begegnung von Paaren teilweise mit den räumlichen Bezügen, ist deren Verbindung mit der lokomotorischen Aktivität (Sprankel und Richarz 1976) bei Erstbegegnungen besonders aufschlußreich, dargestellt am Paar P_2. Nach Aufnahme der Ethogramme von M_1♂ und W_1♀ als Einzeltiere, die zwar Sicht- und sicher auch Geruchskontakt hatten, verband der Beobachter ihre benachbarten Reviere durch Hochziehen der seitlichen Schieber miteinander. Die jeweiligen angestammten Käfiginventare und die individuelle Futterverabreichung wurden beibehalten.

Nach Abb. 8 ist beider Aktivitätsverlauf von Beginn des Zusammentreffens an über weite Strecken synchron. Die Tiere laufen sofort sehr erregt aufeinander zu und treffen sich im Revier des ♀ an dessen Grenze. Es kommt nach kurzem naso-nasalen Kontakt („sexuelle Begegnung") zu dem völlig lautlosen ritualisierten

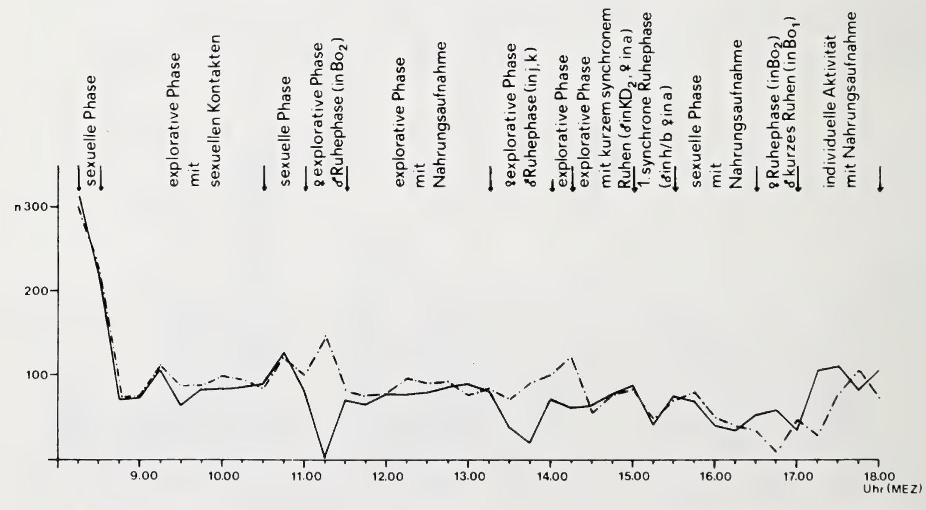


Abb. 8. Aktivitätskurven von M_1♂ und W_1♀ (P_2) am 1. Tag der Verpaarung (♂: ———; ♀: —.—.—.). Zeiteinheit: 15 min. (Kleine Buchstaben = Astabschnitte, KD = Kastendeckel, Bo = Fichtenholz, $_1$ = ♀-Revier, $_2$ = ♂-Revier)

Kampf, bei dem die Tiere auf dem Rücken liegend, die Mäuler weit aufgerissen, mit Händen und Füßen aufeinander einschlagen (Abb. 4). Er ist intermittierend eingeschlossen in Treiben mit Beriechen und Belecken der Genitalien und schließlich häufigen Koitusversuchen. Während des Treibens frißt das ♀ immer wieder und wird vom ♂ sogar am Futternapf bestiegen. Diese Phase sexueller Kontakte erstreckt sich über die ersten 30 Minuten; es ergibt sich also zwangsläufig eine strenge Synchronisation der Aktivität. Erst danach laufen die Kurven auseinander, da die Tiere wechselseitig das Revier des Partners erkunden und markieren.

In dieser explorativen Phase fressen die Tiere jeweils aus den Näpfen der Partner. Beim Zusammentreffen unternimmt das ♂ sofort wieder Kopulationsversuche. Gegen 11.00 Uhr, nach einer vorausgegangenen gemeinsamen Strecke sexueller Kontakte beginnt das ♂ die erste Ruhephase, die gegenüber seiner früheren nur um 30 Minuten verschoben ist (vgl. Sprankel und Richarz 1976, Abb. 2). Es wählt aber als Platz nicht seinen seitherigen 1. Ruheplatz (a), sondern ein Fichtenholz in seinem Territorium. Das ♀ nutzt diese Zeit zum weiteren Erkunden vorzugsweise des ♂-Reviers und zur Nahrungsaufnahme; seine Aktivitätskurve weist an dieser Stelle einen Gipfel auf. Ab 11.30 Uhr verlaufen die Kurven wieder dicht beieinander. Die Tiere sind von diesem Zeitpunkt an bis 13.30 Uhr mit Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme und Markieren bzw. olfaktorischer Kontrolle beschäftigt, was von sexuellen Kontaktaufnahmen unterbrochen wird. Eine zweite Ruhephase des ♂ (13.45 Uhr) ist mit einer erneuten Aktivitätssteigerung des ♀ verbunden (vergleichbar der 1. explorativen Phase). Hier ruht das ♂ auf Plätzen des ♀ (j, k), die für dieses einen niedrigen Stellenwert besitzen (vgl. Sprankel und Richarz 1976, Tab. 6). Der seitherige Verlauf ist also von dem normalen Aktivitätsmuster abweichend, wobei der halbstündige 1. Anstieg als anders motiviert unberücksichtigt bleiben kann, bis auf die nur vom ♂ beibehaltene zeitlich fixierte Ruhephase um 11.00 Uhr. Das wechselseitige Kennenlernen der Territorien findet in der bezeichnenden Auswahl der Ruheplätze seitens des ♂ Ausdruck. Als danach wiederum in einer Phase des Explorierens auch das ♀ neben dem ♂ zum ersten Male zur Ruhe kommt, liegt es in a, dem seitherigen 1. Ruheplatz des ♂ ab. Das ♂ benutzt den Kastendeckel in seinem Revier. Allerdings handelt es sich hier um kurze synchron eingeschaltete Pausen, die dann mit dem Eintritt in die normalerweise folgende nachmittägliche Aktivität in eine längere synchrone Ruhephase übergehen. Jetzt finden sich die Tiere zum 1. Mal auf dem Ast des ♂-Reviers zusammen: das ♀ wiederum auf dem 1. Platz des ♂ (a), das ♂ dicht daneben in der Gabelung h/b.

Die weitere Aktivität beschränkt sich dann auf durch Nahrungsaufnahme unterbrochene sexuelle Kontakte, bis die Tiere gegen 17.00 Uhr nochmals ruhen und zwar getrennt jeweils in den eigenen Revieren auf den Fichtenhölzern. Erst in dem normalerweise stark ausgeprägten abendlichen Aktivitätsgipfel gehen die Tiere individuell der Nahrungsaufnahme nach ohne sich (zum ersten Male) durch Interaktionen zu behelligen.

Diskussion

In neuerer Zeit zahlreich unternommene Versuche, Kausalbeziehungen zwischen ökologischen Gegebenheiten und Sozialverhalten bzw. einer bestimmten speziesspezifischen Sozialform herzustellen, stoßen bei Primaten an dahingehend ausgewerteten Freilandbeobachtungen (Charles-Dominique 1977; Doyle 1974; Jolly 1975; Kummer 1975; Vogel 1975) in Anbetracht kaum auflösbarer kausaler Vernetzungen und nur schwer gegeneinander abwägbarer genetischer Determinanten und adaptiver Modifikationen — und schließlich aus methodischen Schwierigkeiten — an Grenzen. Der hier beschrittene Versuch einer experimentellen Analyse geht von

festen Eingangsgrößen aus: Es wird eine standardisierte künstliche Umgebung geboten, die nach früheren Untersuchungen (Sprankel und Richarz 1976) die elementaren Bedürfnisse von *Tupaia glis* abdeckt und für die einzelnen beobachteten Tiere auch in ihrer belebten Umwelt definierte Bedingungen liefert. Bei dieser innerhalb der Tupaiinae generalisierten Spezies ist das Sozialverhalten über die Beziehungen der Sexualpartner an einer überschaubaren (wenn auch nicht vollständig erfaßten) Zahl von Verhaltenselementen ablesbar, die beiden Geschlechtern zukommen und sich in den Geschlechterrollen als quantitatives — im wesentlichen nicht qualitatives — Phänomen darstellen.

In der Untersuchung konnte schrittweise die Rolle der Umwelt bis zu ihrer Funktion als Informationsträger aufgezeigt werden. Verläßliche Meßgröße ist hier das Sternalmarkieren in beiden Geschlechtern, das zwar als Territorialverhalten abgehandelt wird, aber genauso der Rollenspezifität unterliegt wie die Interaktionen der Sexualpartner. Unsere Einzelbefunde zu den kausalen Beziehungen zwischen Individuum (seiner Rolle), Raum und Gruppe (hier Sexualpartner) sind in Abb. 9 zusammengefaßt.

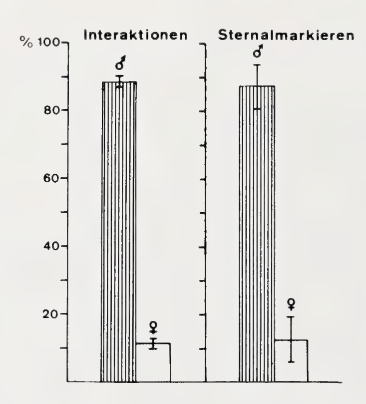


Abb. 9. Prozentuale Verteilung der Interaktionen und des sternalen Markierens von Raumstrukturen auf die Geschlechtspartner nach Befunden an 5 bzw. 4 Paaren

In der Menge und in der äußerst geringen Standardabweichung bei den Interaktionen ist mit großer Konstanz die dominante Rolle des ♂ ausgedrückt. Dies hat eine Entsprechung in seinem territorialen Anspruch, der in der Frequenz des Sternalmarkierens seinen Ausdruck findet, allerdings mit einer größeren Streuung.

Ebenso geben die Partneranteile in beiden Meßgrößen ein Sender-Empfänger-System wieder, das trotz des starken Gefälles zum Weibchen hin sich in seiner Richtung umkehrt im Sinne einer Rückkopplung. Bei den stationären Duftmarken zeigt sich über die größere Standardabweichung mehr Komplexität an, in der mit Sicherheit eine vorerst nicht weiter auflösbare individuelle Komponente eine Rolle spielt. In Übereinstimmung mit den systematischen Untersuchungen von v. Holst und Buergel-Goodwin (1975 a, b) und v. Holst und Lesk (1975) zeigen unsere Beobachtungen, daß Tupaias zwischen männlichem und weiblichem Sternaldrüsensekret individuell differenzieren können.

Die Gesetzmäßigkeiten in den Beziehungen zwischen Raumstruktur und Sozialverhalten manifestieren sich am augenfälligsten in der Auswahl, (chemischen) Kennzeichnung und wechselseitigen Inanspruchnahme der individuellen Liegeplätze im Geäst. Jede Tupaia sucht in Abhängigkeit vom Grade ihrer Zahmheit und den vorgegebenen Raumstrukturen zum mittäglichen Dösen einen nach der Überschaubarkeit der Umgebung und nach ihrer stammesgeschichtlich vorgegebenen Ruhehaltung optimalen Platz. Der mit dem Tagesablauf sich ändernde Lichteinfall und damit die Temperatur sind im Freileben bei der Platzwahl sicher mitbestimmend, wurden aber hier nicht

experimentell ausgetestet. Die Wertigkeit solcher Plätze bleibt bei unverändertem Inventar und Käfigstandort in allen Fällen während der gesamten Beobachtungszeit erhalten, darüber hinaus bei Besitzerwechsel und bei Wiederbesetzung mit einem früheren Territoriumsinhaber in jahrelangem zeitlichen Abstand (Richarz 1976; Lorenz-Schultz 1977).

Die Kriterien der Ortswahl und das im Zuge der circadianen Periodizität festgelegte Entspanntsein („Dösen") um die Mittagszeit kanalisieren Synlokalisation und Synchronisation der Partner. Als Regulative der Appetenz zum Kontaktliegen werden dann aber die durch die individuelle Frequenz der Inanspruchnahme festgelegte Wertigkeit der Liegeplätze sowie geschlechtsspezifische Rollenanteile (größere Appetenz des ♀) und Dominanz (des ♂) wirksam. Angesichts dieser großen Zahl subtil wirkender Faktoren sind die Werte für diese Art Sozialkontakt nach Frequenz und Dauer nur gering und können als Meßgröße für den Grad der Bindung von Geschlechtspartnern verwendet werden.

Diese unmittelbare Beziehung zwischen Territorialverhalten und sozialer Bindung innerhalb des Geästes, also der 3. Dimension, wobei die Kennzeichnung des Raumes nahezu Signalcharakter besitzt, löst sich nach der Peripherie zu auf. Das solitäre ♂ markiert mit relativ hoher Frequenz seine künstliche Territoriumsgrenze (Gitter), liefert also ungerichtete Informationen über sich selbst. Solange ihm physische Sozialkontakte vorenthalten werden, liegt er in der Frequenz konstant über dem Durchschnitt. Nach der Begegnung ist seine Markiertätigkeit wenigstens anfangs eng auf das Zentrum des Raumsystems des Sexualpartners ausgerichtet. Des weiteren haben Experimente von Lorenz-Schultz (1977) gezeigt, daß bei solitären ♂♂ Sicht- und Geruchskontakt mit ♀♀ zu lang dauernder hoher Markierfrequenz und gegenüber ♂♂ zu einem Gewöhnungsniveau führt.

Diese Beispiele für die Bedeutung des Sternalsekretes für das Sozialgefüge ließen sich über die Sexualpartner hinaus innerhalb der Jungenaufzucht beliebig vermehren, bei der auch phobische Komponenten deutlich werden.

Durch die Territorialidentifikation über den Geruchssinn in beiden Geschlechtern ist ein guter Teil der Paarbindung abgedeckt. Durch die vorläufige Beschränkung auf die in Einzelkomponenten aufgeschlüsselten Interaktionen von Sexualpartnern ergeben sich indessen bessere Einsichten in den Ursprung sozialer Bindungen als bei in größeren Verbänden lebenden anderen Primatenarten. Das Pflegesystem erweist sich für die Entwicklung sozialer Signale bei Spitzhörnchen als unergiebig; es wird zuweilen innerhalb der Primaten als aberrant gewertet (vgl. Martin 1968).

Grundlage ist hier in beiden Geschlechtern die permanente wechselseitige sexuelle Attraktivität. Auch eine weitere Variable, die als Antrieb für die Ausbildung von Sozialverhalten angezogen wird, der gemeinsame Nahrungserwerb, wird von unserer Spezies als Allesfresser, der sich bei der Nahrungssuche verstreut und keinen Futterneid kennt, nicht in Anspruch genommen (vgl. Sprankel und Richarz 1976). Für wechselseitigen Schutz und Verteidigung insbesondere der Jungen durch physischen Einsatz liegen zwar keine Beobachtungen vor, indessen muß die Inanspruchnahme eines festen Liegeplatzsystems in der Phase mittäglicher Entspanntheit in dieser Richtung gewertet werden. Die Auswahlkriterien, physischer bzw. enger Sichtkontakt vermitteln schnellen Informationsfluß und damit Sicherheit. Dasselbe gilt für die Jungen unmittelbar nach dem Verlassen des Nestes und der sich anschließenden Integrationsphase, indem sie lange bevor die eigene Sekretion des Sternaldrüsensekretes einsetzt, sich an der chemischen Kennzeichnung der Liegeplätze orientieren, so in das Liegeplatzsystem integriert werden und damit über die Raumkenntnis am Sicherheitssystem der Adulten partizipieren (Richarz 1976).

Mit der Geburt und dem Auftreten der Jungen nach der Nestlingsphase zeigt das seither statisch erscheinende Rollenverhältnis der Geschlechtspartner seine Flexibilität

(vor allem im weiblichen Geschlecht) und gleichzeitig die Grenzen der Belastbarkeit eines auf die Paarbindung (Sexualsystem) begründeten Sozialsystems. Nach Langzeituntersuchungen über maximal 3 ein Territorium nutzende Generationen wendet das ♂ seine sexuell gesteuerte Aufmerksamkeit allen weiblichen Tieren zu, wobei geschlechtsreifer Nachwuchs besonders attraktiv ist. Sein ♀ seinerseits kanalisiert dieses Interesse, indem es den Töchtern gegenüber nach der Art der Interaktionen ♂-Verhalten entwickelt und diese damit in Abhängigkeit von ihrer Anpassungsfähigkeit integriert und/oder deren Fortpflanzung hemmt, oder sie aber vertreibt. Aus der Alternative Integration kann ein Vater-Tochter-Inzest resultieren. Das Rollenverhalten des ♀ bedingt allerdings ein abweisendes Verhalten auf Initiativen des ♂ hin und damit ihre temporäre Isolierung von der Fortpflanzung. Das ♂ reagiert dagegen bei der Behandlung des gleichgeschlechtlichen Nachwuchses weniger flexibel, die Interaktionen führen eher zu einer Vertreibung (vgl. RICHARZ 1976). Diese Inanspruchnahme des ♂ entspricht in seiner Unverträglichkeit dem Verhalten gegenüber Rivalen, eine Situation, die wir nicht herbeiführten, die jedoch anderweitig eingehend dargestellt wurde (v. HOLST 1969, 1972). Im ganzen ergibt sich, daß die dem Nachwuchs gegenüber entwickelten geschlechtsspezifischen Strategien, selbst wenn sie bei jungen ♀♀ zu vorübergehender Integration führen können, gleichzeitig die Kontinuität der Bindung des parentalen Paares sichern. Eine Erweiterung seiner Kommunikationsmöglichkeiten, die im wesentlichen ritualisiertes Sexualverhalten darstellen, deutet sich fallweise über das Kontaktliegen an. Hier in der Dösphase kann das ♀ die Individualdistanz zum ♂ unterschreiten, es ist also die einzige Situation im Tagesablauf, in der der aktive Anteil an den Interaktionen bei ihr überwiegt.[5]

Die Paarbindung kommt bei Tupaias zustande durch eine geschlechtsspezifische nicht umkehrbare Ungleichheit im ausgewogenen Verhältnis, woraus ein permanentes Spannungsfeld zwischen den Geschlechtern resultiert. Bei dem Versuch einer Wertung der Paarbindung vor dem Hintergrund Erhaltung und Ausbreitung der Art bzw. einer optimalen Ausnutzung vorgegebener ökologischer Nischen bildet bei *Tupaia* der permanente Zusammenhalt die Voraussetzung für eine maximale Reproduktionsrate, d. h. hier, daß die Geburtsabstände mit der Tragzeit identisch sind, also postpartum Konzeptionen stattfinden und die Jungenaufzucht nicht durch soziopsychischen Streß beeinflußt wird. Diese tatsächlichen Eingangsgrößen sind bei einem über die Territorialidentifikation synchronisierten Paar gegeben. Die Optimierung der Reproduktionsrate durch die feste Paarbindung erweist sich aber gleichzeitig als limitierender Faktor für die Gruppengröße. Daneben hat sich gezeigt, daß die der Paarbindung zugrunde liegenden Signale die temporäre Bildung einer Familiengruppe ermöglichen. Dieser auch über die Gruppe hinausgehende distanzregulierende Mechanismus wirkt umgekehrt stimulierend auf die Paarbindung mit einem entsprechenden Abflachen des Spannungsfeldes zwischen Sexualpartnern beim Fehlen solcher Reizgrößen. Ursache dieser Beschränkung der Gruppengröße ist letztlich das bescheidene, aus dem Sexualverhalten stammende Repertoire sozial wirksamer Signale, wobei die Bindung an bestimmte Raumstrukturen beim Informationsfluß sowie bei der Reproduktion zusätzliche limitierende Faktoren darstellen.

[5] Nach Infektion von Paaren mit einem neurotropen Virus (der Borna'schen Krankheit) ergibt sich als wesentliches Symptom eine Perversion in der Quantifizierung der geschlechtsspezifischen Interaktionen. Am deutlichsten ablesbar wird dies an um ein Vielfaches höheren Werten nach Häufigkeit und Dauer des Kontaktliegens, gleichzeitig verbunden mit ausgedehnter sozialer Körperpflege (vgl. SPRANKEL et al. 1978).

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch einer Rollendefinition bei Geschlechtspartnern von *T. glis* über eine quantifizierte Erfassung der Partnerbeziehungen in ihrer räumlich-zeitlichen Zuordnung vor dem Hintergrund standardisierter Haltungsbedingungen unternommen. Das soziale Beziehungssystem der Sexualpartner wird zunächst über Zahl und Art ihrer gerichteten Interaktionen erfaßt, wobei sich die geschlechtsspezifischen Unterschiede im wesentlichen als quantitatives Phänomen darstellen. Bei der zweiten Meßgröße, der Territorialkennzeichnung, steht Sternal- vor Abdominalmarkieren und dem Einsatz von Urin. Sternalmarkieren wird mit großen individuellen Unterschieden in der Frequenz vorwiegend von Männchen ausgeführt. Gesetzmäßigkeiten im Raummuster der Duftmarken werden ablesbar über die Markierfrequenz vor allem bei der Vereinigung der Reviere benachbarter Sexualpartner. Präferiert werden die jeweiligen Bodenwechsel, die Einstiege ins Geäst und vor allem die dortigen Ruheplätze, also Orte, die bevorzugt aufgesucht und/oder aktiv bzw. passiv markiert wurden. Der Paarzusammenhalt beruht auf der sich über eine Territorialidentifikation entwickelnden Raumbindung sowie auf einer wechselseitigen sexuellen Attraktivität, wobei die aktive Rolle nahezu vollständig dem männlichen Geschlecht zukommt. Die ♀♀ zeigen in ihren Interaktionen mit den ♂♂ bei geringerem Rollenanteil dagegen größere Flexibilität. Über die wechselseitige bzw. gleichzeitige Inanspruchnahme individueller Liegeplätze kann es bei Sexualpartnern in einer mittäglichen Dösphase zum Kontaktliegen kommen, das sich als wichtiger Parameter einer Paarbindung erweist. Die größere Appetenz hierzu liegt bei den ♀♀. Ein aus der geschlechtsspezifisch ungleichen Rollenverteilung permanent resultierendes Spannungsfeld festigt die Paarbildung. Abschließend werden Ableitung, Möglichkeiten und Grenzen dieser Sozialform diskutiert.

Literatur

Andrew, J. (1964): The displays of the primates. In: Evolutionary and genetic biology of the primates. Ed. by J. Buettner-Janusch. New York, London: Academic Press. Vol. **2**, 227—309.

Autrum, H.; Holst, D. v. (1968): Sozialer „Streß" bei Tupajas *(Tupaia glis)* und seine Wirkung auf Wachstum, Körpergewicht und Fortpflanzung. Z. vgl. Physiol. **58**, 347—355.

Charles-Dominique, P. (1977): Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates. Prosimians of Equatorial West Africa. London: Duckworth.

Conaway, C. H.; Sorenson, M. W. (1966): Reproduction in tree shrews. In: Comparative Biology of Reproduction in Mammals. Ed. by I. W. Rowlands. New York, London: Academic Press. Symp. Zool. Soc. London **15**, 471—492.

Doyle, G. A. (1974): Behavior of Prosimians. In: Behavior of nonhuman primates. Ed. by A. M. Schrier and F. Stollnitz. New York, London: Academic Press. Vol. **5**, 155—353.

Frahm, H.; Stephan, H. (1976): Vergleichende Volumenmessungen an Hirnen von Wild- und Gefangenschaftstieren des Spitzhörnchens *(Tupaia)*, Z. Hirnforschung **17**, 449—462.

Hasler, J. F.; Sorenson, M. W. (1974): Behavior of the Tree Shrew, *Tupaia chinensis,* in Captivity. Amer. Midland Naturalist **91**, 294—314.

Holst, D. v. (1969): Sozialer Streß bei Tupajas *(Tupaia belangeri)*. Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonal ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. Z. vgl. Physiol. **63**, 1—58.

— (1972): Renal Failure as the Cause of Death in *Tupaia belangeri* Exposed to Persistent Social Stress. J. comp. Physiol. **78**, 236—273.

— (1973): Sozialverhalten und sozialer Streß bei Tupajas. Umschau in Wissenschaft und Technik **73**, 8—12.

— (1974): Social stress in the tree-shrew: its causes and physiological and ethological consequences. In: Prosimian Biology. Ed. by R. D. Martin, G. A. Doyle and A. G. Walker. London: Duckworth. 389—411.

Holst, D. v.; Buergel-Goodwin, U. (1975 a): The Influence of Sex Hormones on Chinning by Male *Tupaia belangeri.* J. comp. Physiol. **103**, 123—151.

— (1975 b): Chinning by Male *Tupaia belangeri:* The Effects of Scent Marks of Conspecifies and of Other Species. J. comp. Physiol. **103**, 153—171.

Holst, D. v.; Lesk, S. (1975): Über den Informationsinhalt des Sternaldrüsensekretes männlicher und weiblicher *Tupaia belangeri.* J. comp. Physiol. **103**, 173—188.

Jolly, A. (1975): Die Entwicklung des Primatenverhaltens. Stuttgart: Gustav Fischer.

Kaufmann, J. H. (1965): Studies on the behavior of captive tree shrews *(Tupaia glis).* Folia primatol. **3**, 50—74.

Kummer, H. (1975): Sozialverhalten der Primaten. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. Heidelb. Tabü 162.

LORENZ-SCHULTZ, M. (1977): Experimentelle Untersuchungen zur Motivation des Sternalmarkierens beim Spitzhörnchen (*Tupaia glis* Diard, 1820). Staatsexamensarbeit, Gießen (unpl.).

MARTIN, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in Tree-Shrews (*Tupaia belangeri*) with reference to their general behavior and taxonomic relationships. Z. Tierpsychol. **25**, 409—495, 505—522.

POLYAK, S. (1957): The Vertebrate Visual System. Chicago: University of Chicago Press.

RICHARZ, K. (1976): Öko-ethologische Analyse von *Tupaia glis* (Diard, 1820) unter besonderer Berücksichtigung des kommunikativen Verhaltens, der Gruppenbildung und -bindung sowie der Verhaltensontogenese. Ergebnisse einer Langzeitstudie unter Laborbedingungen. Diss. Gießen.

SCHLOETH, R. (1956): Zur Psychologie der Begegnung zwischen Tieren. Behaviour **10**, 1—79.

SORENSON, M. W.; CONAWAY, C. H. (1964): Observations of tree shrews in captivity. Sabah Soc. J. **2**, 77—91.

— (1966): Observations on the social behavior of tree shrews in captivity. Folia primatol. **4**, 124—145.

SORENSON, M. W. (1970): Behavior of Tree Shrews. In: Primate Behavior. Developments in Field and Laboratory Research. Ed. bei L. A. ROSENBLUM. New York, London: Academic Press. Vol. 1, 141—193.

SPRANKEL, H. (1960): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Duftmarkieren. Encyclopaedia cinematographica, Film E 299, Göttingen.

— (1961 a): Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (Diard, 1820) in Gefangenschaft. Z. wiss. Zool. **165**, 186—220.

— (1961 b): Histologie und biologische Bedeutung eines jugulo-sternalen Duftdrüsenfeldes bei *Tupaia glis* (Diard, 1820). Verh. D. Zool. Gesell. Saarbrücken, 198—206.

SPRANKEL, H.; RICHARZ, K. (1976): Nicht-reproduktives Verhalten von *Tupaia glis* (Diard, 1820) im raum-zeitlichen Bezug. Eine quantitative Analyse. Z. Säugetierkunde **41**, 77—101.

SPRANKEL, H.; RICHARZ, K.; LUDWIG, H.; ROTT, R. (1978): Behavior Alterations in Tree Shrews (*Tupaia glis* Diard, 1820) Induced by Borna Disease Virus. Med. Microbiol. Immunol. **165**, 1—18.

VANDENBERGH, J. G. (1963): Feeding, activity and social behavior of the tree shrew, *Tupaia glis*, in a large outdoor enclosure. Folia primatol. **1**, 199—207.

VOGEL, C. (1975): Soziale Organisationsformen bei catarrhinen Primaten. In: Hominisation und Verhalten. Ed. by G. KURTH und I. EIBL-EIBESFELDT. Stuttgart: Gustav Fischer. 159—200.

Anschrift der Verfasser: Dr. KLAUS RICHARZ und Prof. Dr. HEINRICH SPRANKEL, Zentrum für Neurologie (Neuropathologie), Universität Gießen, Arndtstraße 16, D-6300 Gießen

The influence of sexsteroid hormones on the uterine response to epinephrine and to stress in the laboratory-rabbit

By Elisabeth H. M. Bontekoe

Department of Experimental Surgery, Wilhelmina Gasthuis, Amsterdam

Receipt of Ms. 16. 8. 1978

Abstract

Studied the influence of sexsteroid hormones on uterine response to epinephrine and to stress-stimulation in laboratory rabbits.

Nine rabbits of different breeds were provided with electrodes to record uterine activity and ECG and simultaneously ovariectomized. Four other rabbits were ovariectomized one week after insertion of electrodes. All rabbits were fitted with a permanent indwelling jugular catheter.

Sexsteroid treatment was started 2 to 6 days after ovariectomy.

Results indicate that during estrogen domination epinephrine or stress cause an increase in uterine motility; during estrogen withdrawal stress or epinephrine cause the +— effect (initial activition followed by a period of quiescence). Estrogen — withdrawal together with progesterone-influence favours the occurrence of inhibition of uterine activity due to epinephrine or to stress.

Progesterone treatment induces total uterine irresponsiveness.

Administration of the α-adrenergic blocking agent Dibenyline® prevents both the + and the +— effect.

The β-blocking agent Inderal® potentiates the + component and prolonges the — component of the +— effect.

The pure — effect is prevented by Inderal®.

Results are discussed in the light of former findings on pregnant, parturient, post partum and post abortum does. It is concluded, that the different effects of stress and of epinephrine, observed in the latter animals, are due to changes in the ratio oestrogens/progesterone.

Introduction

From a comparative study on the influence of stress on mammalian reproduction it was concluded that stress could interfere with the normal pattern of activity of the non-gravid, the gravid and the parturient uterus, by way of a release of catecholamines from the adrenal medulla. (Naaktgeboren and Bontekoe 1976).

In vivo investigations on the effect of stress and of epinephrine administration on uterine motility in unrestrained free moving rabbits and sheep revealed that stress and epinephrine administration can have three different effects on uterine mechanical and electrical activity (Bontekoe et al. 1977). The three observed effects of epinephrine and stress were: an increase in mechanical and electrical uterine activity, (the + effect), or a decrease of both forms of activity (the – effect) or an increase followed by a period of decrease below the spontaneous level of activity (the + — effect). Moreover, in some cases stress and epinephrine administration had no effect at all. In sheep, the + — effect has not been observed. In sheep, the effects of stress and of epinephrine were related to the measured ratio of estrogens and progesterone.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0357 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 357—369

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

It was supposed that also in the rabbit the different reactions of the uterus to stress or to epinephrine during pregnancy, parturition and the post partum and post abortum phase, were due to fluctuations in the ratio of circulating estrogens and progesterone, although plasma steroid levels could not be determined.

The present experiments were carried out with ovariectomized rabbits in order to investigate the influence of sexsteroid hormones on the effects of epinephrine or stress on uterine motility.

Materials and methods

A. Animals and operation procedures

Thirteen rabbits of different breeds, weighing about 3,5 kg were used. Under Nembutal® (30 mg/kg bodyweight) and fluothane inhalation anaesthesia three pairs of silver-electrodes were attached to the myometrium. The method was analogous to that described by Naaktgeboren (1975) except for the fact that in addition to three pairs of myometreal electrodes two silver wires were used to record the ECG synchronously. These silver ECG wires were implanted opposite to each other, one subcutaneously dorsally, the other was attached to the peritoneum. All connecting wires were silastic-coated and were solded to a contact set, implanted in the animal's neck. Nine rabbits were bilaterally ovariectomized and provided with the silver-electrodes and ECG-wires during one operation. Four rabbits underwent two operations with an interval of one week. During the first sham-operation electrodes were fixed to the myometrium and ECG-wires were implanted. One week thereafter, these animals were bilaterally ovariectomized. All rabbits were fitted with a permanent indwelling canula in the jugular vein.

B. Recording technique

The electrical activity of the uterus was recorded; the ECG was recorded synchronously. For each trial the animal was connected to the preamplifiers of the recorder (Elema Schönander Mingograf 81). Uterine activity was recorded at a paperspeed of 2,5 mm per sec.; the amplifiers were set at 30 HZ with a time constant of 0,03 sec.

Each record was divided in periods of two minutes. Of each period the number of seconds during which the uterus displayed electrical activity was calculated. Heart rate was counted in beats per minute (B. p. m.). Records were made from sham-operated animals, from ovariectomized animals and from ovariectomized animals treated with sexsteroid hormones.

C. Sexsteroid-treatments

Sexsteroid treatment started two to six days after ovariectomy either by administering a single dose of 500 μg intramuscularly injected estradiol benzoate or by the administration of a single dose of 12,5 mg progesterone intramuscularly. Most estradiol treated does received 12,5 mg progesterone three or four days later, whereas in two cases both hormones were administered at the same time. Some animals could be treated several times. Sexsteroid treatment was only repeated when uterine activity was no longer under the influence of the preceding hormonal treatment (a. l. after 10 days). Records made on the day of treatment started one hour after treatment.

Drugs

The drugs used in the present study were: Epinephrine (levo-isomere) in a dose of 0,01 mg per kg bodyweight; Phenoxybenzamine (Dibenyline®) in a dose of 3 mg per kg bodyweight; Propranolol (Inderal®) in a dose of 0,03 mg per kg bodyweight. All drugs were administered intravenously.

Stress-stimulation

In order to stress the animals in a uniform way, only one kind of stress-stimulus was used: inhalation of tobacco smoke, blown in the direction of the nose. This stimulus has proved to be very effective. It is a strong nervous system stimulation, only exerting an influence in the conscious doe (Bontekoe et al. 1977).

Adaptation to the stimulus occurred only very occasionaly, which could be observed from the animal's behavioural reaction and from the fact that the heart rate nearly always reacted in a very characteristic way, both qualitatively and quantitatively: tachycardia followed by bradycardia (Fig. 1a and 1b). The recording of the heart rate was used as in independent parameter to detect whether the stimulus was experienced as a stressful event (see discussion).

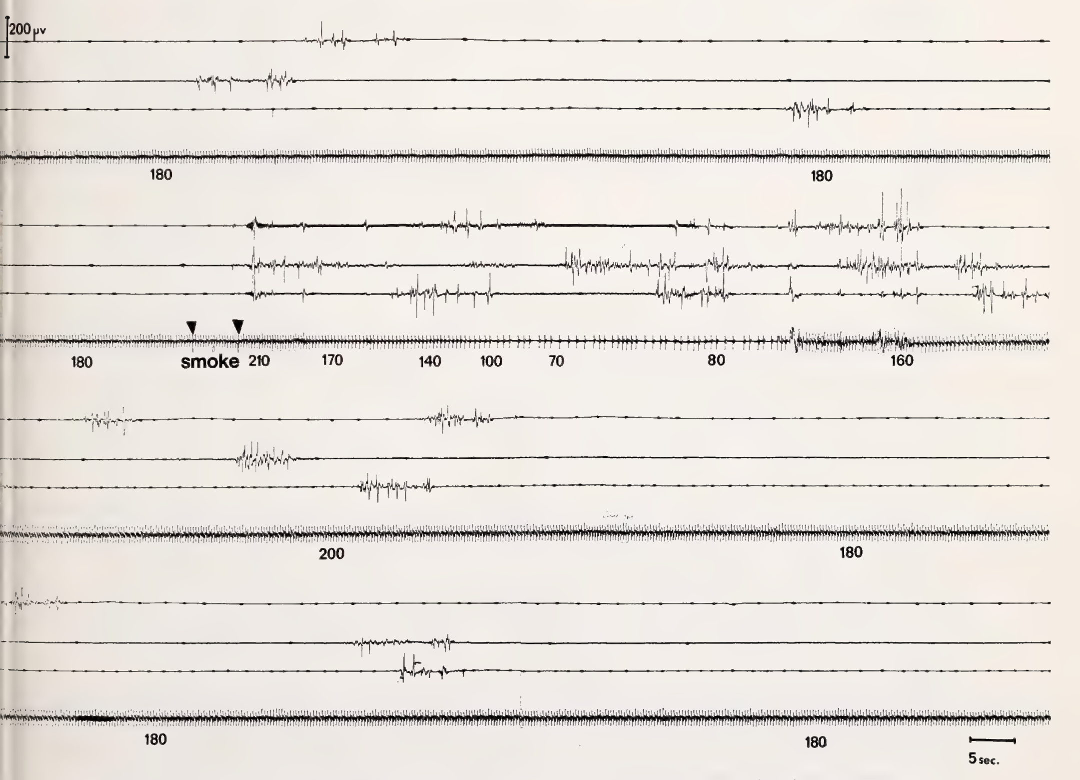


Fig. 1a. The effect of blowing smoke on uterine activity and on the heart rate in an ovariectomized doe on the first day after oestrogen treatment:uterine activity is irregular, heart rate is constant. Blowing smoke increases uterine activity (+ effect). The heart rate however reacts by an initial increase in frequency (to 210 beats per minute) followed by a dramatic decrease (to 80 beats per minute). Gradually, both heart rate and uterine activity reach their initial level

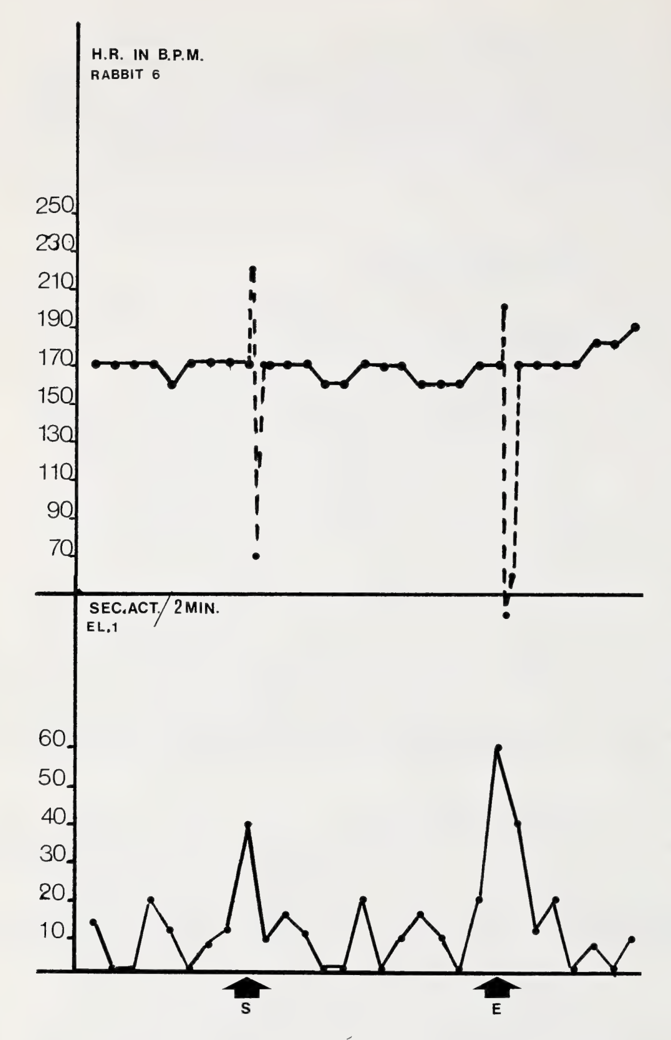


Fig. 1b. Effects of stress (blowing smoke; S) and of administration of 0.03 mg epinephrine (E) on uterine motility (lower part of the figure) and on the heart rate (upper part of the figure) in a rabbit two hours before an abortion. Uterine activity is expressed in seconds of activity per two minutes, heart rate is expressed in beats per minute. Both stress and epinephrine provoke an increase in uterine activity. The heart rate reacts with an initial increase followed by a decrease, both after blowing smoke and after administration of epinephrine

Results

A. The effect of epinephrine and of stress

1. In the sham-operated untreated does very different patterns of uterine motility occurred such as:
   a. quiescence, varying from complete rest to a more or less irregular pattern of single spikes.
   b. regular contractions with a duration of about 20 to 30 seconds, with a frequency of 2 contractions per 2 minutes, with low amplitudes (about 50 μV).
   c. Regular contractions with a much shorter duration (8 to 10 sec.), in a frequency of about 6 to 8 contractions per 2 minutes with higher amplitudes (about 120 μV).

   In these does epinephrine caused an activation of uterine motility (+ effect)

an activation followed by a decrease (+ — effect) or no effect at all. Epinephrine provoked an activation (+ effect) when the uterus displayed the pattern as described sub b. When the pattern as described sub c. appeared, the + – effect of epinephrine was observed in most cases. When the uterus was quiescent (pattern a) epinephrine most of the times had no effect. Inhibition was not observed in these rabbits (Table).

Table

Survey of the effects of stress and of epinephrine, expressed in frequency of occurrence of the +, + —, — and 0-effect under different hormonal conditions in ovariectomized does and in untreated rabbits, both intact and ovariectomized

Treatment	Effect of 0,03 mg epinephrine intravenously					Blowing smoke				
	+	+—	—	0	N	+	+—	—	0	N
Oestradiol (500 µg)										
day of treatment and 1st day thereafter	7				7	15			1	16
2 and 3 days after treatment		7			7		7			7
4 and 5 days after treatment	2	6			8	1	5			6
6, 7 and 8 days after treatment	2				2	3				3
Oestradiol and Progesterone										
500 µg oestradiol, 3—5 days later followed by progesterone injection										
on the first day after treatment			11		11			4		4
2 and 3 days after treatment			2[1]	3[2]	5	2			4	6
4, 5 and 6 days after treatment	2				2	6			3	9
Simultaneous treatment with estradiol and progesterone										
1 and 2 days after treatment				4	4	1			9	10
3 and 4 days after treatment	4				4	3				3
Progesterone (12½ mg)										
day of treatment				3	3				4	4
2—7 days after treatment	1			6	7					
intact, untreated	10	6		5	21					
ovariectomized, untreated	2	9	3	4	18	5	3		13	21
Total number of experiments					99					89

[1] 2nd day. — [2] 3rd day.

2. In ovariectomized, untreated animals different patterns of uterine motility were also observed. During the days following ovariectomy uterine activity increased. This effect of ovariectomy on uterine motility was also observed by Fuchs (1972) and by Coutinho and De Mattos (1968). Regular contractions of short duration and of high amplitudes were most commonly observed 2 till 5 days after ovariectomy. In this period epinephrine most of the times caused the + — effect. On the days of ovariectomy and on the first day thereafter uterine activity consisted of long lasting regular contractions with low amplitudes. Epinephrine caused the + effect or had no effect at all in this situation. Three times an inhibitory effect of epinephrine could be observed (see Table). On the first day after ovariectomy stress and epinephrine administration had no effect in the majority of cases.
3. Administration of 500 µg estradiol benzoate to the ovariectomized doe, invariably depressed uterine activity to very low levels one day after the injection. The

duration and the amplitude of the contractions were considerably diminished. However, between the second and the fourth day after treatment a gradual increase in uterine activity occurred in all animals. Sometimes the short contractions occurred in groups (bursts of activity). This increase is in accordance with observations of COUTINHO and DE MATTOS (1968). During the day of estradiol-treatment and one day thereafter epinephrine always provoked the + effect. If a recording session of more than six hours duration started shortly after the administration of estradiol, a decrease of spontaneous activity and an increase in sensitivity to epinephrine and to stress could be demonstrated. Two or three days after estrogen treatment the effect of epinephrine was in all cases an initial activation followed by a period of inhibition (+ — effect). Four and five days after estrogen-treament either a + effect or a + — effect was observed, whereas six, seven and eight days after estrogen treatment only + effects of epinephrine were observed. Stress stimulation resulted in reactions similar to those observed after administration of epinephrine (Table).

4. When the treatment with estradiol benzoate was three or four days later followed by the administration of 12,5 mg progesterone, uterine activity was diminished. The contractions had a low frequency (2 contractions per 2 minutes) and the amplitudes seldom exceeded 50 μV. Duration of the contractions varied from 10 to 20 seconds. The contractions were poorly coordinated. After this treatment, epinephrine always inhibited uterine activity, when administered on the first day after the progesterone injection.

   Twice an inhibition due to epinephrine was observed on the second day after progesterone treatment. However on the third day thereafter epinephrine had no effect, whereas six days after the progesterone injection a + effect of epinephrine was observed. Similar results were obtained after blowing smoke (Table).
5. In animals treated simultaneously wich progesterone and estradiolbenzoate uterine activity was low and irregular. Epinephrine administration on the first and second day after this combined treatment had no effect. Three and four days thereafter, however, epinephrine caused a + effect. An inihibitory effecy of epinephrine was never observed in this group. The effects of stress were similar (Table).
6. Progesterone treatment without priming with estradiol benzoate resulted in a complete inhibition of uterine activity. Epinephrine had no effect up to seven days after the progesterone injection. Only once an activation after epinephrine administration was observed (Table). From the table it is clear that the different effects of epinephrine and stress on uterine motility depend on the type of sexsteroid treatment. Identical effects can be obtained by stressing the does by blowing smoke into the cage. Administration of epinephrine or blowing of smoke always provoked a similar cardiac reaction, i.e. a shortlasting tachycardia followed by a period of bradycardia (Fig. 1a and 1b). In one and the same doe uterine responses to epinephrine may differ on successive days, whereas the heart frequency always displayed the same response. One example of three different uterine responses on three successive days in one doe is illustrated in Fig. 2.

B. Adrenergic blocking agents and the + — effect of epinephrine

During the time of estrogen withdrawal in overiectomized does, epinephrine and stress always provoked an activation, followed by inhibition (+ — effect). When during the period of inhibition (lasting from 8 to 15 minutes) a second dose of epinephrine was administered, the inhibition of uterine activity nevertheless continued, apart from the occurrence of a few isolated spikes (Fig. 3). Even oxytocine,

administered during the inhibition, was not able to activate uterine motility (Fig. 4). Also, stress-stimulation within 10 minutes of a spontaneous burst of activity, was unable to provoke a uterine reaction, although the heart rate reacted in the characteristic way (Fig. 5).

10 minutes after pretreatment of the animal with the alpha-adrenergic blocking agent Dibenyline® (3 mg per kg bodyweight), adrenaline was not able to induce both the initial increase in uterine activity and the subsequent inhibition. It should be mentioned, that a period of at least 10 minutes was necessary in order to establish a complete alpha-adrenergic blockade. Alpha-adrenergic blockade prevented also the occurrence of bradycardia, observed after the administration of epinephrine, as did atropine (0.3 mg/kg bodyweight). When on the contrary the animal was pretreated with the beta-blocking agent Inderal® (propranolol) epinephrine often (13 out of 16 trials) caused a stronger initial increase in uterine activity, followed by a prolonged period of inhibition. The occurrence of a more pronounced activation due to epinephrine after pretreatment with Propranolol is in accordance with observations of Willems and De Schaepdrijver (1966), Cibils et al. (1971) and Carter and Olin (1972).

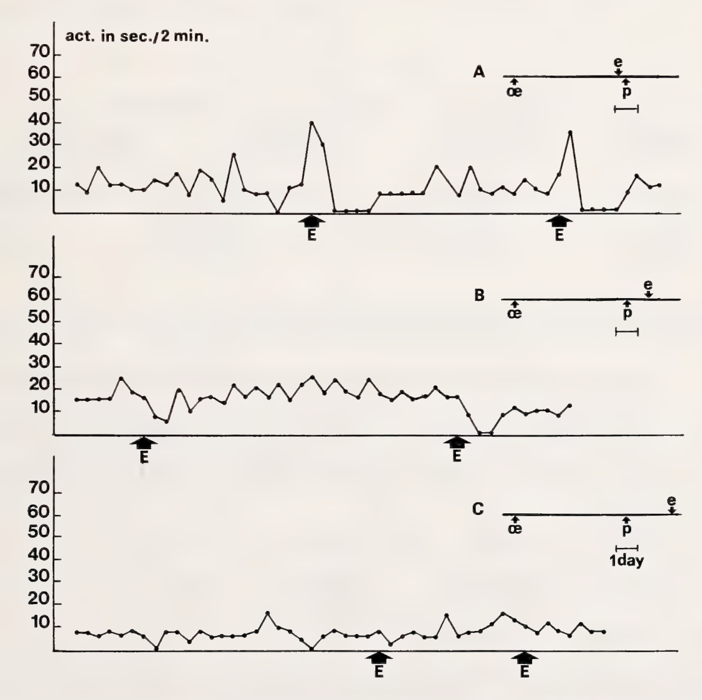


Fig. 2. The relationship between sexsteroid treatment and the kind of effect of epinephrine on uterine motility. Uterine activity is expressed in seconds of activity per 2 minutes. Experiments were carried out on three successive days in the same animal. A. = 3 days after oestrogen treatment (see indication on top of the figure) epinephrine causes the +— effect. B. = One day after progesterone treatment, following on priming with estradiol benzoate epinephrine inhibits uterine activity. C. = On the second day after progesterone treatment epinephrine has no effect on uterine motility. oe = oestrogen treatment; p = progesterone treatment; e = experiment

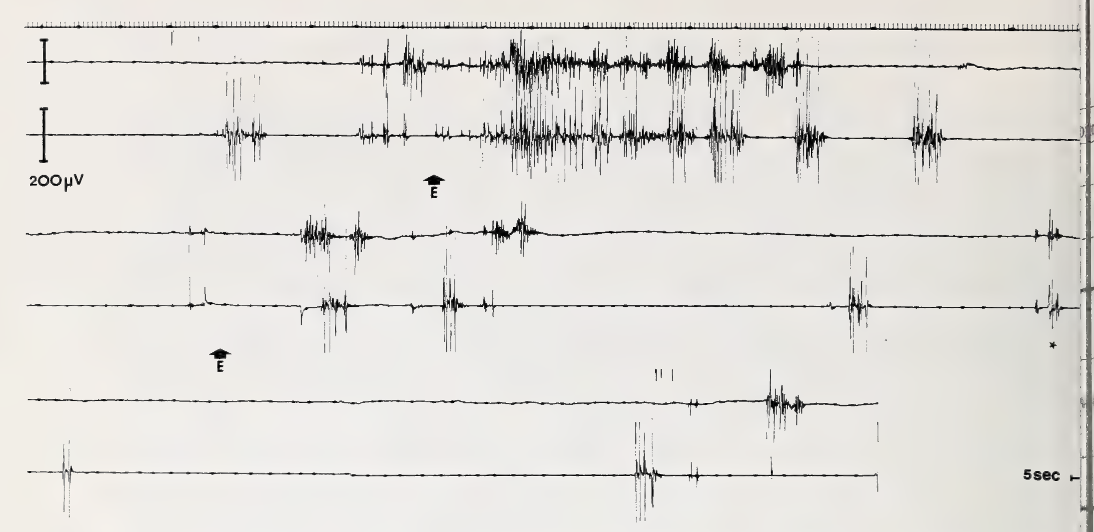


Fig. 3. The effects of 0.03 mg epinephrine (E) intravenously. When epinephrine is administered a strong reaction is observed (+ component of the +— effect). A second administration of epinephrine, immediately after the first one, during the expected — -phase of the +— effect is not able to provoke a reaction as strong as the first gift did

1 MIN

0,05 mg EPINEPHRINE

500 µV

0,01 IU OXYTOCIN

Fig. 4. The effect of 0.01 I.U. oxytocine on uterine motility, administered during the — component of the +— effect of epinephrine in a one day post abortum doe. Oxytocine is not able to provoke a reaction during this inhibitory phase

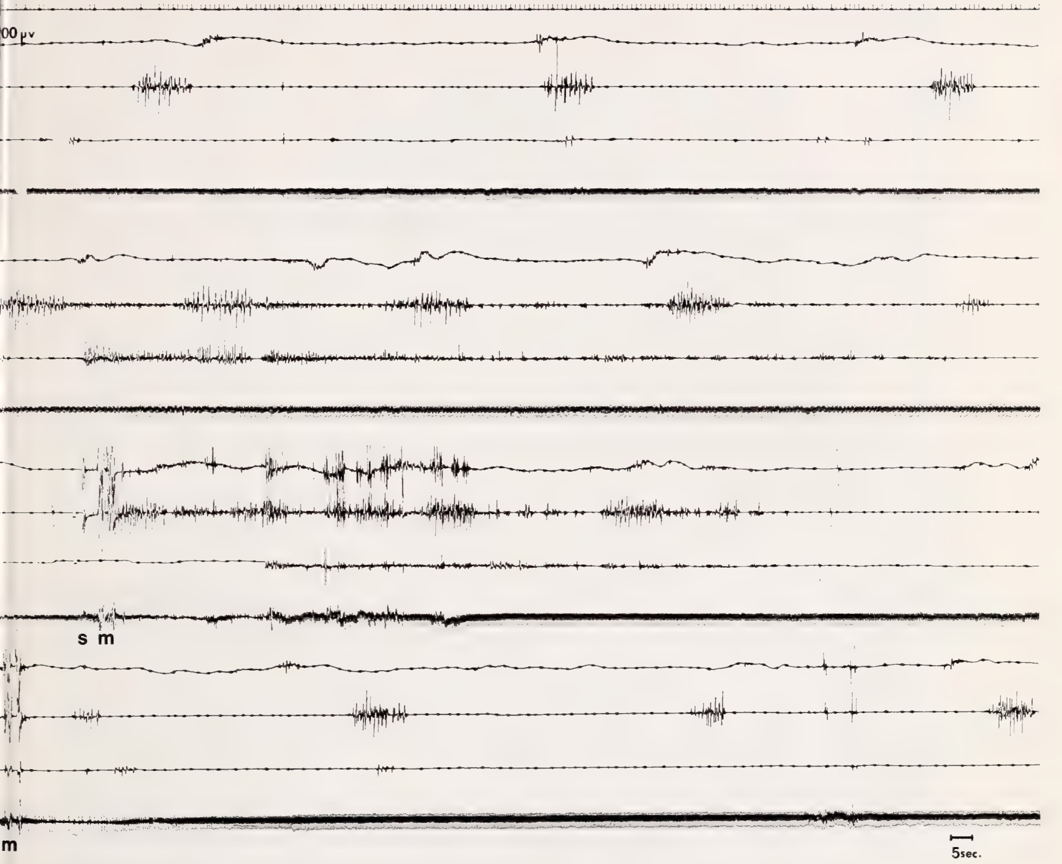


Fig. 5. Uterine activity in a six day post abortum rabbit. Traces a and b give an impression of the normal activity: regular activity, (trace a) sometimes grouped as bursts of activity (trace b); c = The effect of blowing smoke (s) more than 10 minutes after the spontaneous occurrence of a burst of activity is induction of a new burst of activity. The heart rate reacts in the characteristic way (tachycardia, followed by bradycardia); d = The effect of blowing smoke within a period of 2 minutes after the occurrence of a burst of activity. Now the stress stimulus is not able to induce a new burst of activity. The heart rate however, reacts in a similar way as in trace c. m = indications of movements

Discussion

Both stress and epinephrine evoked invariably an identical cardiac reaction, consisting of a short period of tachycardia, followed by a prolonged period of marked bradycardia. The period of bradycardia could both be prevented by administering the alfa-adrenergic blocking agent Dibenyline® or by atropine. Tachycardia is the well-known effect of epinephrine on the myocardium, whereas the subsequent bradycardia is the reactive effect to the vasoconstrictory action of epinephrine. Vasoconstriction induces an increase in systemic bloodpressure, which, via the baroreceptors, stimulates vagal activity, resulting in a decrease in heart rate. It is this vagal activity which is counteracted by atropine. Dibenyline prevents the vasoconstrictory action of epinephrine (Willems and de Schaepdrijver 1966). The reaction of the heart rate to the stress-stimulus proves, that blowing of smoke is indeed





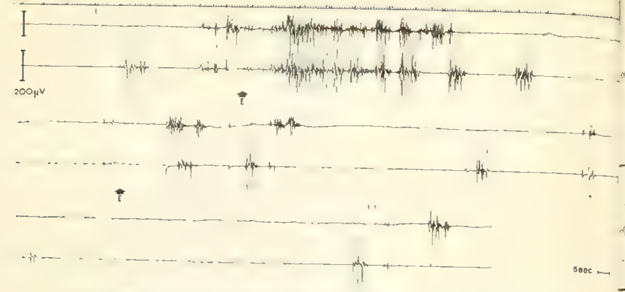


Fig. 3. The effect of 0,05 mg epinephrine (E) intravenously. When epinephrine is administered a strong reaction is observed (+ component of the +— effect). A second administration of epinephrine, immediately after the first one, during the expected —-phase of the +— effect is not able to provoke a reaction as strong as the first gift did

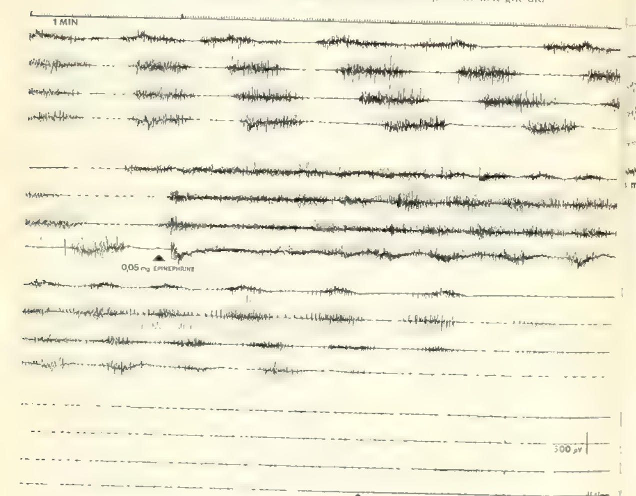


Fig. 4. The effect of 0,01 IU oxytocine on uterine motility, administered during the — component of the +— effect of epinephrine in a one day post abortum doe. Oxytocine is not able to provoke a reaction during this inhibitory phase

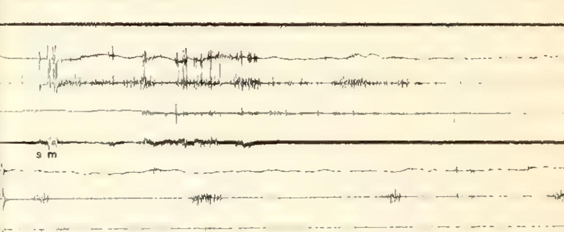


Fig. 5. Uterine activity in a six day post abortum rabbit. Traces a and b give an impression of the normal activity: regular activity, (trace a) sometimes grouped as bursts of activity (trace b); c = The effect of blowing smoke (s) more than 10 minutes after the spontaneous occurrence of a burst of activity is induction of a new burst of activity. The heart rate reacts in the characteristic way (tachycardia, followed by bradycardia); d = The effect of blowing smoke within a period of 2 minutes after the occurrence of a burst of activity. Now the stress stimulus is not able to induce a new burst of activity. The heart rate however, reacts in a similar way as in trace c. m = indications of movements

Discussion

Both stress and epinephrine evoked invariably an identical cardiac reaction, consisting of a short period of tachycardia, followed by a prolonged period of marked bradycardia. The period of bradycardia could both be prevented by administering the alfa-adrenergic blocking agent Dibenyline© or by atropine. Tachycardia is the well known effect of epinephrine on the myocardium, whereas the subsequent bradycardia is the reactive effect to the vasoconstrictory action of epinephrine. Vasoconstriction induces an increase in systemic bloodpressure, which, via the baroreceptors, stimulates vagal activity, resulting in a decrease in heart rate. It is this vagal activity which is counteracted by atropine. Dibenyline prevents the vasoconstrictory action of epinephrine (Willems and de Schaepdryver 1966). The reaction of the heart rate to the stress-stimulus proves that blowing of smoke is indeed

experienced by the doe as a stressful event, which is suggested by the fact that no difference could be observed between the cardiac reactions to the stress stimulus and to the exogenous administration of epinephrine via an extension of the jugular catheter, which garantees, that the procedure of administering of the drug is not experienced as a stress stimulus. The importance of recording heart rate in this respect is illustrated by fig. 5. Smoke induces a burst of uterine activity and the changes in the heart rate as described above (trace c). However, within a period of 10 minutes after the occurrence of this strong uterine reaction, smoke has no effect on uterine activity, but still influences heart rate. This proves that the lack of uterine reaction (trace d) is not caused by adaptation to the stress stimulus, but should be ascribed to the occurrence of a reactive uterine irresponsiveness.

In contrast to the heart frequency that always showed similar changes in reaction to stress or to epinephrine, the uterus reacted in different ways. The effects of epinephrine and of stress stimulation on the heart rate do not change with changing hormonal conditions, whereas uterine reactions to stress stimulation and to epinephrine are determined by the levels of estrogens and progesterone, as is confirmed by the experiments with sexsteroid treated ovariectomized animals.

Preponderance of the + effect of epinephrine in the unovariectomized does was replaced by the + — effect in ovariectomized does. This suggests that the majority of the unovariectomized animals was estrogen dominated and that the hormonal state of most of the ovariectomized does was that of estrogen withdrawal.

Only in ovariectomized untreated animals a — effect was observed, which suggests a situation of estrogen withdrawal, whereas progesterone is still present in appreciable amounts. Probably this hormonal condition was absent in the unovariectomized animals, which agrees with the assumption that most of them were in natural estrus. Indeed ripe follicles could be seen at ovariectomy. According to Hammond (1925) healthy does are almost all the time in estrus.

During pregnancy the rabbit uterus shows no reaction to stress stimulation or to epinephrine, or reacts by an increase in uterine activity (Bontekoe et al. 1977). In the present experiments, animals treated with progesterone or with combination of estrogen and progesterone reacted, just like pregnant does, to stress or to epinephrine either by an increase in uterine activity, or by no effect at all. During pregnancy the uterus is influenced both by estrogens and progesterone but there exists a progesterone domination. Only towards the end of pregnancy plasma levels of progesterone decline (Challis et al. 1974; Hilliard et al. 1973). Indeed no effect is observed when progesterone domination is more or less absolute, i. e. shortly after the administration of mere progesterone or after the simultaneous administration of both estradiolbenzoate and progesterone. In the group of progesterone treatment after estradiolpriming no effect was observed on the third day after progesterone-administration. Although there can rest only a little progesterone by that time, this may still be exerting a large influence, since it is well known, that estrogens stimulate the production of progesterone receptors in the myometrium (Ramanath Rao and Katz 1977), whereas progesterone itself causes a breakdown of its own receptors (Faber et al. 1972; Milgrom et al. 1972; Fail et al. 1972). This explains, that on the fourth day after progesterone treatment following priming with estradiol an activation due to stress and to epinephrine is most of the times observed.

Inhibition of uterine activity due to stress stimulation and to epinephrine only occurred at delivery and less than 24 hours post partum and post abortum (Bontekoe et al. 1977). In the present experiments inhibition of uterine motility only occurred during estrogen withdrawal, while progesterone influence was still present. This resemblance is well understandable in the light of the findings of Hilliard et al. (1973) who showed that between days 28 and 30 of pregnancy plasma levels of

both progesterone and estradiol drop to very low values. However, CHALLIS et al. (1974) observed, that the concentration of estradiol in the myometrium exceeds that of the plasma by tenfold or more throughout pregnancy, the highest myometrial concentration of estradiol was found on day 30 of pregnancy. Prior to parturition the ratio estradiol in the myometrium and the plasma reaches the highest value, probably caused by an increased uptake by the myometrium. Hence plasma estrogen withdrawal may coincide with myometrial estrogen dominance. The concentration of progesterone in the myometrium however, closely parallels that of the plasma throughout pregnancy. Thus at parturition plasma estradiol withdrawal can be observed, although myometrial values are high. It is impossible to decide whether progesterone treatment, subsequent on priming with estradiol, induces a similar hormonal condition, but it is most likely that the ovariectomized does on the first day after this treatment are indeed comparable with normal labouring and post partum does.

The characteristic reaction of the two and three days post abortum does (+ — effect) (abortion being most of the time expulsion of dead fetuses) to stress and to epinephrine (BONTEKOE et al. 1977) is similar to that observed during early estrogen withdrawal in the present experiments. The + effect is observed both longer after an abortion and more than 5 days after estrogen treatment. Estrogen treatment increases the working capacity of the myometrium, resulting in a very good sensitivity to stress stimulation, exogenous epinephrine and oxytocine. The estrogen dominated uterus reacts to stress or to epinephrine with an increase in activity (+ effect). This activation is possible, because no progesterone is present to lessen uterine sensitivity. Estrogen withdrawal results in a decrease of actomyosine concentration, which can be restored by the administration of estrogens (CSAPO 1956b). During estrogen withdrawal the effect of both stress and epinephrine is an activation, followed by a period of inhibition, during which the uterus is unable to react to stress, epinephrine and oxytocine. It seems that during the period of estrogen withdrawal the uterus is capable to react, but also needs a period of recovery of about 10 minutes. Indeed, prevention of the initial activation by the alpha-adrenergic blocking agent Dibenyline® prevents the subsequent refractoriness.

This period of rest, after the initial increase in uterine activity could not be prevented by the beta-blocking agent Inderal®, whereas Inderal® was able to block the pure inhibitory effect of epinephrine. This suggests that the — effect of epinephrine is a beta-adrenergic effect, whereas the — component of the + — effect is the recovery phase of an alpha-adrenergic effect.

BONTEKOE et al. (1977) observed, that the + — effect is the characteristic effect of stress or epinephrine in two and three days post abortum does. In the more than 24 hours post partum does the + effect was commonly observed. The difference in reactions may become understandable by assuming that in the aborting doe progesterone influence is already vanishing at the moment of expulsion of the dead fetuses, while in the normal post partum rabbits a decline in progesterone level starts prior to parturition (BALDWIN and STABENFELDT 1974), but the complete disappearance occurs after birth. This assumption is supported by the findings of GOTO and CSAPO (1960), who state that at the end of pregnancy in the rabbit at least a part of the progesterone is of placental origine. In case of fetal death at least the placental progesterone production has ceased, resulting in a decline in progesterone levels, which starts earlier than at normal parturition. In rabbits, progesterone production by the ovaries is a prerequisite for the maintainance of pregnancy. Ovariectomy performed during pregnancy induces an abortion (quoted in CSAPO 1956a).

Moreover, the death of fetuses in utero results in luteolysis, hence in a decline in progesterone-production prior to expulsion of the dead fetuses. The feto-placental

unit plays an important role in the maintainance of the corpora lutea graviditatis (Stormshak and Casida 1966).

Estrogen production by the ovaries may still continue for a while. Two or three days post abortum there probably is a situation of mere estrogen withdrawal, explaining the occurrence of the + — effect of stress or of epinephrine.

Acknowledgements

I wish to thank Prof. Dr. J. Th. F. Boeles, Prof. Dr. P. J. Klopper and Dr. C. Naaktgeboren for very helpful criticism. H. Reens provided valuable technical assistance.

Zusammenfassung

Der Einfluß steroider Geschlechtshormone auf die Reaktionen des Uterus auf Adrenalin und Streß beim Laborkaninchen

Die Wirkungen von Streß und Adrenalin auf die Motilität des Myometriums wurden beim Laborkaninchen untersucht. Folgende Versuchsgruppen standen zur Verfügung: a. intakte Tiere, b. ovarectomierte Tiere, c. ovarectomierte Tiere, die entweder mit Oestradiolbenzoat oder mit Progesteron behandelt waren. Auch Kombinationsbehandlungen, wie im Text beschrieben, wurden durchgeführt. Die Art der myometralen Reaktion auf Streß oder auf Adrenalin zeigte sich vom Gleichgewicht zwischen Oestrogenen und Progesteron bestimmt. Unter Oestrogendominanz bewirkten Streß oder Adrenalin eine Zunahme der Uterusmotorik (+ Effekt). Während abklingender Oestrogenbeeinflussung konnte ein + — Effekt beobachtet werden, d. h. nach der Aktivierung folgte eine Hemmung der Kontraktilität. Progesteronbehandlung in der Phase abklingender Oestrogenbeeinflussung führte dazu, daß das Myometrium nur mit einer Hemmung seiner Kontraktionstätigkeit (— Effekt) auf Streß oder Adrenalin reagierte. Unter absoluter Progesterondominanz war der Uterus nicht imstande, mit Motilitätsveränderungen auf Streß oder Adrenalin zu reagieren (0-Effekt).

Im Lichte dieser Befunde werden die Ergebnisse vorheriger Untersuchungen an trächtigen, gebärenden und sich nach der Geburt befindlichen Kaninchen diskutiert.

Die Wirkungen adrenerger α-Blocker (Dibenyline®) und β-Blocker (Inderal®) auf erwähnte Vorgänge werden beschrieben und diskutiert. Dem Auftreten der + — Effektes auf Adrenalinverabreichung wurde durch α-Blocker vorgebeugt. Beide Komponenten traten dann nicht auf. Vorbehandlung mit dem β-Blocker dagegen rief sowohl eine Intensivierung der +Komponente als auch eine Verlängerung der Dauer anschließender Hemmung hervor. Dem reinen — Effekt konnte aber mit Inderal vorgebeugt werden. Die — Komponente des + — Effektes wird daher als grundsätzlich vom — Effekt verschieden gedeutet.

Literature

Baldwin, D. M.; Stabenfeldt, G. H. (1974): Plasma levels of Progesterone Cortisol and Corticosterone in the pregnant rabbit. Biology of Reproduction **10**, 495—501.

Bontekoe, E. H. M.; Blacquière, J. F. Naaktgeboren, C.; Dieleman, S. J.; Willems, P. P. M. (1977): Influence of environmental disturbances on uterine motility during pregnancy and parturition in rabbit and sheep. Behav. Processes **2**, 41—73.

Carter, A. M.; Olin, T. (1972): Effect of adrenergic stimulation and blockade on the utero-placental circulation and uterine activity in the rabbit. J. Reprod. Fert. **29**, 251 to 260.

Cibils, L. A.; Sica-Blanco, Y.; Remedio, M. R.; Rozada, H.; Gil, B. E. (1971): Effect of sympathicomimetic drugs upon human oviduct in vivo. Am. J. Obstet. Gyn. **110**, 481 to 488.

Challis, J. R. G.; Davies, I. J.; Ryan, K. J. (1974): The concentrations of Progesterone, Estrone and Estradiol 17 β in the myometrium of the pregnant rabbit and their relationship to the peripheral plasma steroid concentrations. Endocrinology **5**, 160—164.

Coutinho, E. M.; de Mattos, C. E. R. (1968): Effects of estrogens on the motility of the non-atrofic estrogen deficient rabbit uterus. Endocrinology **83**, 422—432.

Csapo, A (1956a): Progesterone "block". Am. J. Anat. **98**, 273—290.

— (1956b): The mechanism of effect of the ovarian steroids. Rec. Progr. in Hormone Research **12**, Acad. Press, 405—431.

Faber, L. E.; Sandman, M. L.; Stavely, H. E. (1972): Progesterone binding in uterine cytosols of the guinea pig. J. Biol. Chem. **247**, 8000—8004.

FEIL, P. D.; GLASSER, S. R. TOFT, D. D.; O'MALLEY, B. W. (1972): Progesterone binding in the mouse and the rat uterus. Endocrinology **91**, 738—746.
FUCHS, A. R. (1972): Uterine activity during and after mating in the rabbit. Fert. and Ster. **23**, 915—923.
GOTO, M.; CSAPO, A. (1960): The effect of the ovarian steroids on the membrane potential of uterine muscle. J. General Physiol. **43**, 455—466.
HAMMOND-MARSHALL (1925): Reproduction in the rabbit. Edinburg: Oliver-Boyd.
HILLIARD, J.; SCARAMUZZI, R. J.; PENARDI, R.; SAWYER, C. H. (1973): Progesterone, Estradiol and Testosterone levels in ovarian venous blood of pregnant rabbits. Endocrinology **93**, 1235—1238.
MILGROM, E.; ATGAR, M.; PERROT, M./ BEAULIEU, E. E. (1972): Progesterone in uterus and plasma. VI: Uterine progesterone receptors during the estrus cycle and implantation in the Guinea-Pig. Endocrinology **90**, 1071—1078.
NAAKTGEBOREN, C. (1974): Myometrial activity and its exploration by electromyography of uterine smooth muscle. Z. Tierz. Züchtgsbiol. **91**, 264—320.
NAAKTGEBOREN, C.; BONTEKOE, E. H. M. (1976): Vergleichend geburtskundliche Betrachtungen und experimentelle Untersuchungen über psychosomatische Störungen der Schwangerschaft und des Geburtsablaufes. Z. Tierz. Züchtgsbiol. **93**, 264—320.
RAMANATH RAO, B.; KATZ, R. M. (1977): Progesterone receptors in rabbit uterus. II: Characterization and estrogen augmentation. J. Steroid Biochem. **3**, 1213—1220.
STORMSHAK, F.; CASIDA, L. E. (1966): Fetal-placental inhibition of LH induced luteal regression in rabbits. Endocrinology **78**, 887.
WILLEMS, J. L.; DE SCHAEPDRIJVER, A. F. (1966): Adrenergic receptors in the oestradiol and allyl-oestrenol dominated rabbit uterus. Arch. int. Pharmacodyn. **161**, 269—274.

Authors address: Drs. ELISABETH H. M. BONTEKOE, Department of Experimental Surgery, Wilhelmina Gasthuis, 1e Helmersstraat 104, Amsterdam, The Netherlands

Studies on Gerbillinae (Rodentia)

II. The karyotype of *Gerbillus campestris*, analysed by G- and C-banding techniques

By GERDA VISTORIN and ROSWITHA GAMPERL

Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz

Receipt of Ms. 12. 7. 1978

Abstract

Studied banding patterns of the chromosomes of *Gerbillus campestris* from South Morocco. Air-dried chromosome preparations were submitted to G- and C-banding techniques. The karyotype consists of 56 chromosomen that can be distinguished on basis of their characteristic G-bands. After application of C-staining method, blocks of centromeric heterochromatin can be observed in each pair of autosomes. Chromosome no. 3 is entirely heterochromatic, but the darker stained centromeric area remains still visible. The X chromosome which seems to be totally heterochromatic can be subdivided into regions with different degrees of staining intensity. The Y chromosome stains heavily throughout its length. — In two pairs of autosomes, structural polymorphism is present.

Comparison of the karyotypes of the two gerbil species *Gerbillus campestris* and *Meriones unguiculatus* revealed a considerable number of chromosome arms with apparently homologous G-banding patterns. With regard to the distribution of heterochromatin, similarities as well as differences can be found.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0369 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 369—373

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

Introduction

Chromosomal investigations of several members of the genus *Gerbillus* have demonstrated great differences in chromosome number and morphology (Matthey 1953; Wahrman and Zahavi 1955; Zahavi and Wahrman 1957; Wahrman and Gourevitz 1972; Lay 1975; Lay and Nadler 1975; Lay et al. 1975). In most of the studies, conventional staining techniques have been applied that did not allow detailed comparisons, but nevertheless, the importance of cytogenetic analyses has already been emphasized. The improved staining techniques may now contribute to the solution of numerous questions concerning systematics and evolution of gerbils. For this purpose, it is necessary to accumulate cytogenetic data on as many species as possible. The present paper deals with G- and C-banding patterns of the karyotype of *Gerbillus campestris* and gives a brief comparison with those of *Meriones unguiculatus*, another member of Gerbillinae that has been analysed by us (Gamperl and Vistorin 1978).

Material and methods

For this study, we used several males and females of *Gerbillus campestris* that were descended from individuals of South Morocco, kindly provided to us by Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn. Chromosome preparations were obtained as described earlier (Gamperl and Vistorin 1978).

Results

The chromosome number of our individuals of *Gerbillus campestris* was found to be 2n = 56. Application of G-banding technique allowed to identify each pair of chromosomes, though the complement contains many elements of similar size and morphology (Fig. 1). The autosomes can be distinguished based on a considerably well differentiated G-banding pattern. The gonosomes, however, do not show distinct G-bands.

C-banding revealed some remarkable details (Fig. 2). The autosomes are characterized by heavily stained blocks of centromeric heterochromatin. While additional C-bands of different staining intensities become obvious in several autosomes, chromosome no. 3 is totally heterochromatic. Its dark centromeric area, however, can still be distinguished. The same is true for the X chromosome which seems to be entirely heterochromatic, too. This gonosome additionally shows a characteristic region of darker staining intensity at the end of the short arm. The heterochromatic Y chromosome stains heavily throughout its length.

In two pairs of autosomes, distinct polymorphism was observed (Fig. 3). The heterochromatic chromosome no. 3 revealed variations in arm length so that it appeared metacentric as well as submetacentric. The second case of polymorphism concerned pair no. 7. These small, submetacentric chromosomes possess interstitial C-bands which occurred either on the long arm or on the short arm or even on both arms.

Fig. 1 (left). Karyotype of a male individual of *Gerbillus campestris* after application of G-banding technique. — *Fig. 2 (right).* C-banded male karyotype

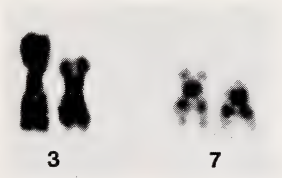


Fig. 3. Pairs of polymorphic chromosomes after application of C-banding technique

Discussion

The genus *Gerbillus* comprises 40 to 50 species, about half of them being analysed cytogenetically. Diploid chromosome numbers between 38 and 72 have been found up to now. Within an Israelian population of *Gerbillus pyramidum,* extreme numerical variations have been reported that range from 50 to 66 (Wahrman and Zahavi 1955; Wahrman and Gourevitz 1972). A second case of numerical polymorphism is known from *G. campestris.* Lay et al. (1975) have presented karyotypes

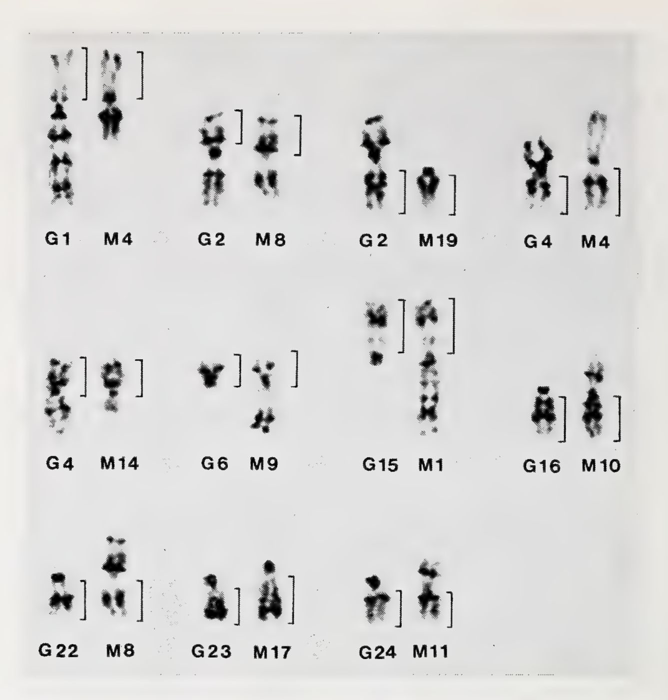


Fig. 4. Chromosomes of *Gerbillus campestris* (G1, G2 etc.) and *Meriones unguiculatus* (M1, M4 etc.) which reveal segments of apparently homologous G-banding patterns. Similar regions are indicated by bars

with diploid numbers of 56, 57 and 58. In our individuals of *G. campestris,* however, the chromosome number was found to be constant. Yet, we were able to observe structural polymorphism. — As banding techniques have not been used by LAY et al. (1975), it is difficult to compare their results with those of our study. On the other hand, WAHRMAN and GOUREVITZ (1972) published G-bands of *G. pyramidum,* but we did not discover considerable similarities to our species. On account of these findings, the degree of G-band homology with *Meriones unguiculatus* is surprisingly great (for description of the karyotype of this species see GAMPERL and VISTORIN 1978). Though these two members of different genera show considerable discrepancy in chromosome number and morphology, several chromosome arms were found that reveal apparently identical G-banding patterns (Fig. 4). With regard to the distribution of heterochromatin, similarities as well as differences can be pointed out between *G. campestris* and *M. unguiculatus.* The gonosomes of both species, already similar in morphologic characters, correspond in C-staining reaction. The Y chromosomes reveal uniformly dark staining whereas both X chromosomes can be subdivided into regions with different degrees of staining intensity. The arrangements of these regions, however, do not agree. Another remarkable similarity may be seen in the presence of a totally heterochromatic pair of autosomes in both karyotypes. As to the other autosomes, it is noteworthy that all of them possess centromeric heterochromatin, but here, differences become obvious. While the *Gerbillus* chromosomes reveal blocks of darkly stained heterochromatin, *Meriones* shows varying amounts of more or less intensively stained centromeric heterochromatin. — When the two gerbil species are regarded from the evolutionary point of view, the karyotype of *G. campestris* with its great number of acrocentrics appears more

"primitive" than that of *M. unguiculatus*. The lower diploid number of the latter, its few acrocentrics and many metacentrics may be considered as more derived (Nadler and Lay 1967). The available data on centromeric C-bands can perhaps suggest similar conclusions, as a parallel may be seen to findings in the genus *Rattus*, where evolutionary changes seem to tend to a diminution of centromeric heterochromatin (Yosida and Sagai 1975; Vistorin et al. 1978). It should be interesting to know whether such a tendency could be confirmed by the C-banding patterns of other species of Gerbillinae. Furthermore, C-banding as well as G-banding would certainly help to elucidate taxonomic and phylogenetic relationships within this group of rodents.

Zusammenfassung

Untersuchungen an Gerbillinae (Rodentia). II. Analyse des Karyotyps von Gerbillus campestris mit Hilfe der G- und C-Bändermethode

Der Karyotyp von *Gerbillus campestris* enthält 2n = 56 Chromosomen mit sehr charakteristischen G-Bändern. Mit Hilfe der C-Bändermethode lassen sich in jedem Autosomenpaar Blöcke von Zentromerenheterochromatin nachweisen. Chromosom Nr. 3 ist vollständig heterochromatisch, läßt aber eine etwas dunkler gefärbte Zentromerenregion erkennen. Das X-Chromosom scheint heterochromatisch zu sein. Es ist in Regionen mit unterschiedlicher Färbungsintensität gegliedert. Das heterochromatische Y-Chromosom färbt sich einheitlich dunkel an. — Zwei Autosomenpaare weisen strukturellen Polymorphismus auf. — Beim Vergleich der Karyotypen von *Gerbillus campestris* und *Meriones unguiculatus* wurde eine Reihe von Übereinstimmungen gefunden.

Literatur

Gamperl, R.; Vistorin, G. (1978): Studies on Gerbillinae (Rodentia). I. Banding patterns of mitotic and meiotic chromosomes of the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. Z. Säugetierkunde (in press).

Lay, D. M. (1975): Notes on rodents of the genus *Gerbillus* (Mammalia: Muridae: Gerbillinae) from Morocco. Fieldiana Zool. **65**, 89—101.

Lay, D. M.; Nadler, C. F. (1975): A study of *Gerbillus* (Rodentia: Muridae) east of the Euphrates river. Mammalia **39**, 423—445.

Lay, D. M.; Agerson, K.; Nadler, C. F. (1975): Chromosomes of some species of *Gerbillus* (Mammalia: Rodentia). Z. Säugetierkunde **40**, 141—150.

Matthey, R. (1953): Les chromosomes des Muridae. Rev. Suisse Zool. **60**, 225—283.

Nadler, C. F.; Lay, D. M. (1967): Chromosomes of some species of *Meriones* (Mammalia: Rodentia). Z. Säugetierkunde **32**, 285—291.

Vistorin, G.; Gamperl, R.; Rosenkranz, W. (1978): Vergleich der Karyotypen von *Rattus rattus flavipectus* (Rodentia) und europäischen Ratten. Zool. Anz. (in press).

Wahrman, J.; Zahavi, A. (1955): Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus *Gerbillus*. Nature **175**, 600—602.

Wahrman, J.; Gourevitz, P. (1972): Extreme chromosome variability in a colonizing rodent. In: Chromosomes today. Ed. by J. Wahrman and K. R. Lewis. Jerusalem: Israel Univ. Press. Vol. 4, 399—424.

Yosida, T. H.; Sagai, T. (1975): Variation of C-bands in the chromosomes of several subspecies of *Rattus rattus*. Chromosoma (Berl.) **50**, 283—300.

Zahavi, A.; Wahrman, J. (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia: Gerbillinae). Mammalia **21**, 341—380.

Authors' addresses: Dr. Gerda Vistorin, Ruhr-Universität Bochum, Lehrstuhl für Genetik, Universitätsstraße 150, D-4630 Bochum; Dr. Roswitha Gamperl, Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz, Harrachgasse 21/8, A-8010 Graz

Über den Baummarder *(Martes martes)* Sardiniens

Von R. Hutterer und Adelheid Geraets

Eingang des Ms. 12. 9. 1978

Abstract

On the pine marten (Martes martes) of Sardinia

Recent records of the pine marten from Sardinia confirm that the species is distributed in the highlands of the island. The marten lives in dense macchia impenetrable to man and areas of cork oaks. Some measurements and comments on the coloration of the pelage are given, as well as a summary of the known records. Contrary to the diagnosis given by Miller (1912), the subspecies *Martes m. latinorum* Barrett-Hamilton, 1904 is characterized by very dark fur and a big orange throat patch.

Belege des sardischen Baummarders sind in wissenschaftlichen Sammlungen äußerst rar. Aus der Literatur sind uns nur wenige Nachweise bekannt, alle mehr als ein halbes Jahrhundert alt. Durch Buxton erhielt das Britische Museum in London ein ♂ aus den Bergen bei Nurri, welches Barrett-Hamilton (1904) zum Typus der südeuropäischen Unterart *Martes martes latinorum* bestimmte. Ein weiteres Stück aus Sardinien erhielt Miller (1912) aus dem Museum Genua, leider wurde sein Fundort nicht genannt. Cavazza (1912) erwähnt Mardervorkommen in der Gallura und in den Monti del Gennargentu, er untersuchte u. a. einen Balg aus dem Museum Florenz. Toschi (1965) lagen für sein Handbuch italienischer Säugetiere keine Marder aus Sardinien vor, was ihre Seltenheit selbst in italienischen Sammlungen unterstreicht. Neue Nachweise außer den genannten sind offenbar nicht bekannt. So verwundert es nicht, daß Kahmann (1959) die Vermutung äußerte, der Baummarder sei in weiten Teilen Sardiniens ausgestorben.

Glücklicherweise ist das nicht so. In einem kürzlich erschienenen Buch über die sardische Fauna (Pratesi und Tassi 1977) werden zahlreiche Vorkommen auf der Insel erwähnt und zwar für eine Reihe von gebirgigen Regionen in nahezu allen Teilen Sardiniens (Abb. 1). Inwieweit diese Angaben belegt sind, geht aus dem Buch nicht hervor. Uns sind in der letzten Zeit neun Nachweise bekannt geworden, die das rezente Vorkommen im Norden der Insel belegen und zugleich darauf hinweisen, daß der Baummarder dort stellenweise hohe Populationsdichten erreicht.

1. Der erste Hinweis war ein Marderfell, das seinem Besitzer (Privatbesitz, Freiburg) von einem sardischen Bauern geschenkt wurde. Dieses Tier war im Winter 1973/74 in der Nähe der Ortschaft Luogosanto (Gallura) in eine Falle gegangen. Nach Auskunft des Besitzers wurden dort in jenem Winter mehrere Marder gefangen.
2. Im Mai 1977 fand A. G. in einer Höhle bei Bassacutena, ca. 15 km nördlich Lo Stossato/Gallura einige Fraßreste, unter denen sich ein rechter Unterkiefer, Becken und Beinkrochen von *Martes martes* befanden.
3. Im Frühjahr 1978 erhielten wir Kenntnis von 6 Mardern, die in der Gallura (Lo Sfossato) gefangen worden waren.
4. Ein weiteres Stück wurde Anfang Juli 1978 auf einer Straße bei Aggius (Nähe Tempio) überfahren aufgefunden.

Ein Teil des Materials gelangte in die Sammlung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums A. Koenig (= ZFMK).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0374 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 374—380

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

Der Lebensraum des Baummarders

Fünf der sechs im Frühjahr 1978 gefangenen Tiere wurden innerhalb eines Monats an der gleichen Stelle erbeutet. Dies spricht dafür, daß sie zumindest dort häufig vorkommen: ein Steilhang mit dichter, für Menschen undurchdringlicher Macchia, die sich nach dem Abholzen des ursprünglichen Waldes nach Kriegsende gebildet hat. Sie setzt sich überwiegend aus Steineiche *(Quercus ilex)*, Kermeseiche *(Qu. coccifera)*, Korkeiche *(Qu. suber)*, Erdbeerbaum *(Arbutus unedo)*, Steinlinde *(Phillyrea media)*, Baumheide *(Erica arborea)* und Kreuzdorn *(Rhamnus alaternus)* zusammen und bildet in 4 bis 5 m Höhe ein dichtgeschlossenes Blätterdach. Der zweite Fangort liegt in einem lockeren Korkeichenwald mit reichem Unterwuchs von Erdbeerbaum, Baumheide, Myrthe *(Myrtus communis)*, Cistrosen *(Cistus monspeleiensis, C. salviaefolius)*, Zedernwacholder *(Juniperus oxycedrus)*, Mäusedorn *(Ruscus aculeatus)*, Brombeere *(Rubus* spec.), Stechwinde *(Smilax aspera)* und Schopflavendel *(Lavendula stoechas)*.

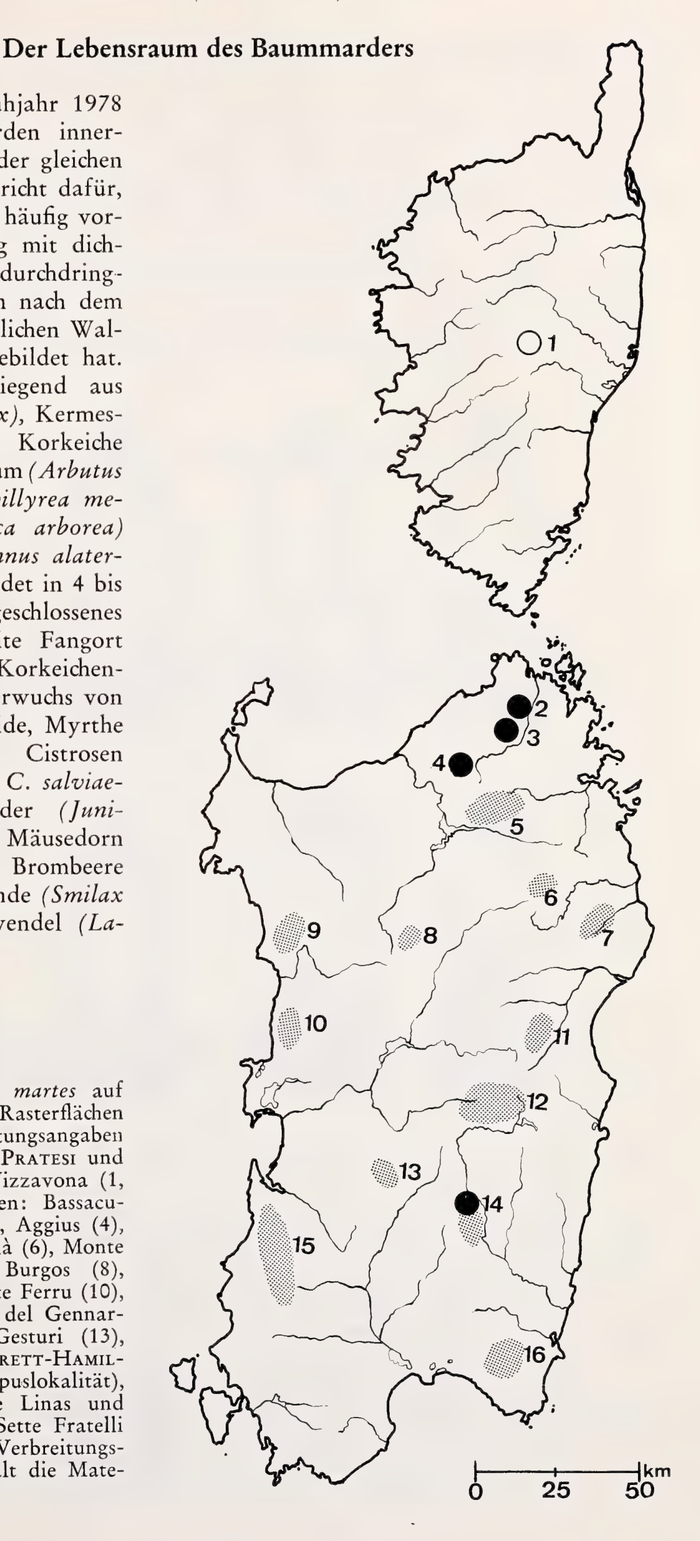


Abb. 1.
Verbreitung von *Martes martes* auf Sardinien und Korsika. Rasterflächen beziehen sich auf Verbreitungsangaben in Cavazza (1912) und Pratesi und Tassi (1977). Korsika: Vizzavona (1, Verbeek 1974); Sardinien: Bassacutena (2), Lo Sfossato (3), Aggius (4), Limbara (5), Monti di Alà (6), Monte Albo (7), Foresta di Burgos (8), Monte Mineroa (9), Monte Ferru (10), Supramonte (11), Monti del Gennargentu (12), Giara di Gesturi (13), Monti di Nurri (14, Barrett-Hamilton 1904; Unterarttypuslokalität), Monte Arcuentu, Monte Linas und Regione di Antas (15), Sette Fratelli (16). Belege für die Verbreitungspunkte 2, 3, 4, 14 enthält die Materialliste

Ein weiteres Indiz für eine hohe Populationsdichte der Marder sind zahlreiche Kothäufchen, die sich überall auf den schmalen Pfaden in Macchia und Korkeichenwald finden. Es ist anzunehmen, daß vor allem die Korkeichen ihnen ausreichende Unterschlupf- und Nistmöglichkeiten bieten.

Auch in anderen Teilen Sardiniens scheinen Baummarder nicht selten zu sein. So schreiben Pratesi und Tassi (1977: 133) zu dem für Foresta di Burgos erwähnten Vorkommen: „Tra i mammiferi, la martora è ancora discretamente numerosa negli angoli più tranquilli della foresta, potendo trovare tana sicura negli alberi vetusti ricchi die cavità, dove preda gli abbondanti ghiri e nel periodo delle cove anche numerosi uccelli . . .“.

Auf Korsika ist der Baummarder vor wenigen Jahren erstmals gesichtet worden (Verbeek 1974), vermutlich ist er auch dort häufiger als bisher bekannt.

Variabilität und Unterartkennzeichen

Barrett-Hamilton (1904) beschrieb *Martes m. latinorum* aufgrund eines Exemplares aus Sardinien und einiger anderer von den Balearen. Als Merkmale für die neue Unterart führt er an: “. . . a tendency to deeper coloration and a brighter throat-patch in the southern representatives of the species.”. Der große Kehlfleck des Typus wird von ihm genau beschrieben, wir bilden ihn hier erstmals ab[1] (Abb. 2). Miller (1912) erweitert die Verbreitung der südlichen Unterart auf ganz Italien (Tessin, Mailand, Rom), die Balearen und Sardinien. Ellerman und Morrison-Scott (1966) übernehmen seine Angaben. Corbet (1978) kennt für Europa nur die Nominatform und führt alle beschriebenen Unterarten als Synonyme. Unabhängig davon ist aber festzustellen, daß sich die Marderpopulation von Sardinien deutlich von der Nominatform unterscheidet. Da bisher nur von wenigen Exemplaren bekannt, wollen wir die morphologische Beschreibung der Sardinien-Population ergänzen, zumal es in der Literatur einige Widersprüche gibt. Miller (1912: 373) schreibt in seiner Unterartdiagnose von *M. m. latinorum:* “Throat patch buff-yellow; general colour lighter than in true martes.” Der zweite Teil seiner Diagnose steht im Widerspruch zur Beschreibung von Barrett-Hamilton (1904: 389) und ist nach den Befunden an unserem Material falsch.

Von uns untersuchtes Material aus Sardinien:

BMNH 95.4.16.1 (Unterarttypus), ♂; Fotos vom Balg, Monti di Nurri, März 1895.
ZFMK 78.233, ♂, Fell, Schädel, Skelet, Lo Sfossato/Gallura, Anfang März 1978; K+R = 570 mm, Schw = 210 mm ohne, 300 mm mit Quaste (Maße am gegerbten Fell genommen.
ZFMK 78.234, ♂; vollständig in Alkohol, Lo Sfossato, Gallura, 14. III. 1978; K+R = 420 mm, Schw = 220 mm ohne, 320 mm mit Quaste (Maße am fixierten Tier genommen).
ZFMK 78.235, ♀; Schädel, Lo Sfossato, Gallura, Anfang März 1978.
ZFMK 78.421, ♀?; Fraßreste: Unterkiefer dext., Becken, Beinknochen, Höhle bei Bassacutena, Mai 1977.
ZFMK 78.422, ♀; Balg, Schädel, Lo Sfossato, Gallura, Anfang April 1978; K+R = 490 mm, Schw = 190 mm ohne, 280 mm mit Quaste, Gew. ca. 1,5 kg (Maße am frischen Fell genommen).
ZFMK 78.423, ♂; Balg, Aggius, Nähe Tempio, auf Straße überfahren gefunden, Anfang Juli 1978; K+R = 550 mm, Schw = 225 mm ohne, 315 mm mit Quaste (Maße am frischen Fell genommen).
Privatbesitz Freiburg (SF), ♂; Fell, Lo Sfossato, Gallura, Winter 1973/74; K+R = 550 mm, Schw = 190 mm ohne, 265 mm mit Quaste (Maße am gegerbten Fell genommen).

[1] Wir danken Herrn M. phil. O. Kudrna, der für uns den Typus in London fotografierte.

Privatbesitz Bonn (M1), ♂; Fell, Schädel, Lo Sfossato, Gallura, Anfang März 1978; K+R = 550 mm, Schw = 210 mm ohne, 300 mm mit Quaste (Maße am gegerbten Fell genommen).

Privatbesitz Bonn (M5), ♂; Fell, Schädel, Lo Sfossato, Gallura, 17. III. 1978; K+R = 560 mm, Schw = 230 mm ohne, 310 mm mit Quaste (Maße am gegerbten Fell genommen).

Außerdem standen uns noch zwei Bälge und Schädel aus Mallorca, Balearen (ZFMK 89 u. 90, ♂ juv., ♀ ad.; Artá, 15 u. 16. VI. 1928) und mitteleuropäische Baummarder in der Sammlung des ZFMK zur Verfügung.

Im Vergleich zu mitteleuropäischen Fellen und Bälgen (Rheinland, Schleswig-Holstein, Mecklenburg, Norwegen) sind die sardischen Winterfelle durchweg von dunklerer Färbung, ebenso die zwei Bälge von Mallorca. Ein Sommerbalg aus Sardinien ist noch dunkler, schwarzbraun, gefärbt. Die hellgerandeten Ohren treten dabei be-



Abb. 2.
Kehlfleckvariabilität bei 8 Baummardern aus Sardinien (obere und mittlere Reihe) und 2 Mardern von Mallorca (untere Reihe). *Obere Reihe:* BMNH 95.4.16.1 (Unterarttypus), ZFMK 78.234, SF, ZFMK 78.233; *mittlere Reihe:* M 5, M 1, ZFMK 78.422, ZFMK 78.423; *untere Reihe:* ZFMK 89, ZFMK 90. (Nach Fotografien von Bälgen und Fellen gezeichnet, wenig schematisiert.)

sonders deutlich hervor. Die Kehlflecken sind groß und bei 5 von 7 Tieren leuchtend orange gefärbt. Die Form der Kehlflecken ist variabel (Abb. 2); im Bereich des Kinns und der Kehle sind die Flecken einigermaßen geschlossen, lösen sich aber in Richtung der Armansätze in Streifen und Flecken auf. Bei einem Tier laufen die hellen Flecken bis auf die Innenseite der Vorderbeine hinab. Bei mitteleuropäischen Baummardern ist der Kehlfleck in den meisten Fällen abgerundet. Was STREULI (1932), der 164 Felle und Bälge aus der Schweiz sah, und SCHMIDT (1943) als außergewöhnliche Formen des Kehlfleckes bezeichnet haben, ist bei den sardischen Mardern die Regel. Die maximale Ausdehnung des Kehlfleckes beträgt bei 7 sardischen Fellen bzw. Bälgen 17,7 ± 3,6 cm × 7,6 ± 1,3 cm, und ist damit etwas größer als bei 6 zum Vergleich herangezogenen Fellen aus dem Rheinland (13,4 ± 2,7 cm × 6,7 ± 1,3 cm). Die Kehlflecken der zwei Tiere von Mallorca sind klein (12,5 × 4 cm und 13,5 × 6 cm), zeigen aber auch die Auflösung in Streifen und Flecken. Zusammenfassend können wir sagen, daß der Kehlfleck bei *Martes m. latinorum* zur Vergrößerung und zugleich Auflösung in Streifen und Flecken tendiert. Von einer Kehlfleck-Reduktion, wie sie G. u. J. NIETHAMMER (1967) bei der Kreta-Population von *Martes foina* feststellen konnten, kann in Sardinien deshalb nicht gesprochen werden.

Die Sohlenballen sind bei dem Alkoholexemplar und den Fellen aus Sardinien (6 Winter-, 1 Sommerfell) frei von Haaren und deutlich sichtbar. Sie entsprechen in diesem Merkmal dem „oberitalienischen Typ“, den STREULI (1932) in seinem Material aus dem Tessin fand. Bei mitteleuropäischen Baummardern sind die Sohlenballen im Winterfell meist völlig von Haaren verdeckt.

Einige Schädelmaße enthält die Tabelle. Sie fallen sämtlich in die Variationsbreite der Nominatform, die REINWALDT und ERKINARO (1959) anhand von topotypischem Material aus Schweden abgesteckt haben. Die wenigen Schädel von männlichen Tieren liegen allerdings an der oberen Grenze der Variation, möglicherweise wird eine um-

	BMNH 95. 4. 16. 1 Holotypus ♂	M 1 ♂	M 5 ♂	ZFMK 78.233 ♂	ZFMK 78.235 ♀	ZFMK 78.422 ♀	ZFMK 78.421 ♀ ?
			Schädelmaß				
Totallänge	90[1]	90.4	89.1	83.7	81.1	81.0	
Condylobasallänge	87.0[2]	85.0		81.3	77.2	77.6	
Basallänge	84[1]	80.3		76.7	72.1	73.2	
Zygomatrische Breite	51[1](52.4)[2]	50.6	51.3	50.5	39.9	45.8	
Interorbitalbreite	21.8[2]	17.1	16.6	20.2	19.5	18.9	
Rostrumbreite über den Caninen	16.8[2]	17.5	17.4	18.6	16.1	16.2	
Mastoidbreite	41.4[2]	38.0		38.8	35.3	36.7	
Schädelhöhe über den Bullae		33.0			30.9	31.2	
Länge der oberen Zahnreihe, I^1—M^1		36.7	36.4	35.5	33.1	32.6	
C—M^1	30.0[2]	32.4	32.1	31.5	28.8	29.0	
Länge der unteren Zahnreihe, I_1—M_1		37.2	37.1	36.2	34.1	33.8	
Bullalänge		18.4			18.0	18.0	
Mandibellänge		56.4	57.5	55.1	50.6	50.0	50.1
			Postkranialskelet				
Beckenlänge				57.5			53.0
Beckenbreite				28.4			25.5

[1] BARRETT-HAMILTON (1904). [2] MILLER (1912). Alle Maße in mm.

fangreichere Serie von Schädeln zu etwas größeren Mittelwerten führen. Die Marderpopulation von Sardinien neigt keinesfalls zur Verzwergung, wie man vielleicht von einer Inselpopulation erwarten könnte. Auf den Balearen scheint das allerdings so zu sein; die wenigen Stücke von Menorca und Mallorca (MILLER 1912, und ZFMK) weisen durchweg kleinere Maße auf.

Die sardischen Marder lassen sich also folgendermaßen kennzeichnen: Fellfarbe im Winterkleid dunkelbraun, im Sommerkleid schwarzbraun; Ohren hell abgesetzt; Kehlfleck groß, am unteren Ende in Streifen und Flecken aufgelöst, meist leuchtend orange; Sohlenballen gut sichtbar. Die dunkle Fellfarbe läßt sich nicht ohne weiteres ökologisch deuten, da das Klima in Sardinien trockener als in Mitteleuropa ist. Die Lebensweise der sardischen Marder ist offenbar verschieden; während die Art in Mitteleuropa an geschlossene Hochwälder gebunden ist (SCHMIDT 1943), fand sie sich in dem hier geschilderten Fall nicht nur im Korkeichenwald, sondern auch, und sogar in höherer Dichte, in der benachbarten Hohen Macchia. Hier hält sie sich wahrscheinlich überwiegend auf der Bodenschicht auf, da die dünnen, senkrechten Stangen dieser Vegetation ein Klettern schwer zulassen. Das zahlreiche Vorkommen in diesem Lebensraum weist darauf hin, daß der sardische Baummarder daran gut angepaßt ist; es besteht von daher kein Anlaß, ihn als Montanrelikt der nord- und mitteleuropäischen Nominatform zu betrachten. Deshalb ist es durchaus angebracht, ihn als *Martes m. latinorum* zu benennen. Da von den anderen Mittelmeerinseln kaum Material vorliegt, sollte der Name vorerst auf sardische Baummarder beschränkt werden.

Von Korsika gibt es nur einen Sichtnachweis, das Vorkommen auf Elba geht wohl auf CAVAZZA (1912) zurück. Die Funde auf den Balearen sind spärlich und zumeist älteren Datums (Menorca: San Cristobal (MILLER 1912), Mallorca: Inca, Manacor (MILLER 1912), Artá (1928, ZFMK); CABRERA (1914) und COLOM (1957) machen nur pauschale Angaben); von Ibiza und Formentera sind offenbar keine Marder bekannt. In Sizilien ist der Baummarder nach CAVAZZA (1912) in den Hochlagen verbreitet, neuere Daten haben wir nicht gefunden.

Zusammenfassung

Der Baummarder ist in den gebirgigen Regionen der Insel Sardinien verbreitet, in der Gallura erreicht er stellenweise hohe Populationsdichten. Als Lebensraum wird die dichte, undurchringliche Macchia und Korkeichenwald bevorzugt.

Morphologisch unterscheiden sich sardische Baummarder (= *Martes m. latinorum* Barrett-Hamilton, 1904) u. a. durch wesentlich dunklere Färbung und einen großen, im unteren Teil in Streifen und Flecken aufgelösten Kehlfleck von meist orangener Farbe.

Riassunto

La martora é distribuita nelle regioni montane della Sardegna, mostrando un alta densità di popolazione in certi ambienti della Gallura. Essa priferisce le macchie fitte ed ombrose e le sugherete.

La martora sarda (= *Martes martes latinorum* Barrett-Hamilton, 1904) si distingue della forma d'Europa centrale per motivo di colorito molto più scuro, la macchia del petto essendo grande e, nella sua parte posteriore, dissoluta in strisce e macchie, di colorito arancione.

Literatur

BARRETT-HAMILTON, G. E. H. (1904): Notes and descriptions of some new species and subspecies of Mustelidae. Ann. Mag. N. H. ser. 7, **13**, 388—395.

CABRERA, A. (1914): Fauna Ibérica. Mamiferos. Madrid.

CAVAZZA, F. (1912): Dei Mustelidi Italiani. Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova 3A, **5** (45), 170—204.

COLOM, G. (1957): Biogeografia de las Baleares. Palma de Mallorca.

Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region. London — Ithaca.
Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1966): Checklist of Palaearctic und Indian Mammals 1758 to 1946, second edition. London.
Kahmann, H. (1959): Notes sur le statut actuel de quelques mammifères menacés dans le région méditerranéenne. Mammalia **23**, 329—331.
Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. (N. H.), London.
Niethammer, G.; Niethammer, J. (1967): Zur Variabilität der Kehlzeichnung beim Steinmarder, *Martes foina* (Erxleben, 1777). Z. Säugetierkunde **32**, 185—187.
Pratesi, F.; Tassi, F. (1977): Guida alla natura della Sardegna. Verona.
Reinwaldt, E.; Erkinaro, E. (1959): Zur Taxonomie und Verbreitung des Baummarders, *Martes martes martes* (Linne, 1758). Säugetierkundl. Mitt. **7**, 97—100.
Streuli, A. (1932): Zur Frage der Artmerkmale und der Bastardierung von Baum- und Steinmarder. Z. Säugetierkunde **7**, 58—72.
Schmidt, F. (1943): Naturgeschichte des Baum- und des Steinmarders. Monographien der Wildsäugetiere, Bd. X, Leipzig.
Toschi, A. (1965): Fauna d'Italia. Vol. III. Mammalia. Bologna.
Verbeek, N. A. M. (1974): Two sightings of the pine marten *(Martes martes)* on Corsica. Mammalia **38**, 751—752.

Anschrift der Verfasser: Dr. Rainer Hutterer, Dipl.-Biol. Adelheid Geraets, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Kutane und subkutane Pigmenteinlagerungen als Sonnenschutzeinrichtungen bei *Rhabdomys pumilio* (Rodentia, Muridae)

Von Friederike Spitzenberger

Eingang des Ms. 14. 9. 1978

Hanney (1977) weist in einer zusammenfassenden Biologie der Nagetiere darauf hin, daß kaum etwas darüber bekannt ist, wie tagaktive Kleinsäuger exzessive Sonnenstrahlung ertragen können. Er erwähnt lediglich, daß bei den afrikanischen Grasmäusen der Gattungen *Rhabdomys* und *Lemniscomys* das Schädeldach von einer schwarzpigmentierten Membran bedeckt wird, die möglicherweise eine derartige Funktion hat. Dieser Hinweis geht vermutlich auf Roberts (1951, S. 495) zurück. Vor Roberts beschrieb Hill (1942) derartige Bildungen außer für die genannten Gattungen auch für *Arvicanthis* und *Pelomys.* Eine von Shortridge (1934) angefertigte lapidare Beschreibung der Haut von *Rhabdomys pumilio* als dick und innen mit Ausnahme von Kehle und Innenseiten der Extremitäten schiefergrau, war hingegen in Vergessenheit geraten und niemals mit einer etwaigen Funktion als Sonnenschutzeinrichtung in Zusammenhang gebracht worden.

Nachfolgende Beobachtungen zeigen, daß die tagaktive, weder in Färbung des Haarkleides noch durch Verhaltensbesonderheiten vor der Sonneneinstrahlung geschützte afrikanische Grasmaus *Rhabdomys pumilio* sowohl in einer ständigen

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/78/4306-0380 $ 2.50/0
Z. Säugetierkunde 43 (1978) 380—381

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden: ZSAEA 7

schwarzen Pigmentschicht in der Haut, als auch in einem stellenweise filmartig verdickten, schwärzlichen subkutanen Bindegewebe, das zwischen Hautinnenseite und Muskulatur eine zweite Hülle bildet, offenbar wirksame Sonnenschutzeinrichtungen besitzt.

Vom 3. Dezember 1975 bis 16. Januar 1976 fing ich gemeinsam mit Dr. A. Herzig und Dr. Barbara Herzig-Straschil in S- und SW-Afrika (Namibia) von 34°00′ bis 26°29′ S insgesamt 37 *Rhabdomys pumilio.* Die Tiere gingen ausnahmslos bei Tag in die Fallen – eine eigene Beobachtung deutet an, daß *Rh. pumilio* am Vormittag mit steigenden Temperaturen immer aktiver wird: In der gleichen Fallenzahl fingen sich um 7 Uhr 1, um 9.15 Uhr 1 und um 12.30 Uhr 4 Exemplare. Diese ausschließliche Tagaktivität war schon früheren Sammlern bekannt (z. B. Carter in Hill 1942) und wurde neuerdings durch Lebendfallenfang bestätigt (Christian 1976).

Das Material besteht aus 24 ♂ und 13 ♀. Bei allen Individuen ist der M^3 schon erschienen, die Abkauung reicht von völlig unabgekaut bis zu starker Abkauung aller Molaren. Alle ♂ haben skrotal gelegene Hoden von 7,7 bis 18,6 mm Länge, 3 ♀ waren sexuell noch nicht aktiv, alle anderen hatten Embryonen oder Uterusnarben.

Beim Abbalgen der Tiere stellte sich heraus, daß die Verteilung des schwarzen Pigments auf der Hautinnenseite bei allen gefangenen Individuen unabhängig von Geschlecht, Alter, Fangdatum und -ort immer gleich war. Die gesamte Hautinnenseite mit Ausnahme der Kehlregion und der unbehaarten Hinter- und Vorderschenkel war dunkel pigmentiert. Dabei ist hervorzuheben, daß die genannte Pigmentierung in den Wüsten- bzw. Halbwüstengebieten kräftiger und schwärzer war als die von Tieren aus den humiden Küstengebieten an der S-Spitze Afrikas. Die Beständigkeit der Pigmentverteilung macht deutlich, daß es sich dabei nicht um eine „Mauser- oder Wechselzeichnung" im Sinne Toldts, die die Anlage von neuen Haaren im Zuge des Haarwechsels anzeigt, sondern um eine permanente Erscheinung handelt. Ihre Interpretation als Schutzeinrichtung gegen Sonnenstrahlung wird dadurch gestützt, daß bei allen Individuen zwischen Hautinnenseite und Oberfläche der Muskulatur lokal eine weitere, aus subkutanem Bindegewebe bestehende schwärzliche Hülle ausgebildet war, in die stellenweise zusätzlich Ansammlungen von Pigmentkörnern eingelagert waren. Eine derartige Hülle bedeckt vor allem die Kopfplatte, die Schulterregion und umgibt den Schwanz in ganzer Länge. Diese „zweite Schwanzhülle" ist geringelt pigmentiert.

Bedauerlicherweise erwiesen sich die im Feld fixierten Individuen für eine histologische Untersuchung als nicht geeignet, so daß die interessanten Fragen nach Lage der Pigmenteinlagerungen in der Haut, ihrer Anlage in der prä(?)- oder postnatalen Jugendentwicklung, allfälligen Zusammenhängen mit dem regulären Haarkleidwechsel vorläufig unbeantwortet bleiben.

Literatur

Christian, D. (1976): Diurnal activity of the fourstriped Mouse, *Rhabdomys pumilio.* Zool. Africana **12**, 238—239.

Hanney, P. (1977): Rodents. Their lives and habits. Newton Abbot: David and Charles.

Hill, J. E. (1942): A supposed adaptation against sun strokes in African diurnal Rats. J. Mammalogy **23**, 210.

Roberts, A. (1951): The Mammals of South Africa. Johannesburg: Trustees of „The Mammals of South Africa" Book Fund.

Shortridge, G. C. (1934): The Mammals of South West Africa. London: Heinemann.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Friederike Spitzenberger, Säugetiersammlung des Naturhistorischen Museums Wien, Postfach 417, A-1014 Wien

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 3. Oktober 1978 im großen Hörsaal des Zentrums der Morphologie der Universität in Frankfurt am Main

Der 1. Vorsitzende, Herr Röhrs, eröffnet die Versammlung um 16.35 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr Kuhn verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1977:
   Im Berichtsjahr erschien der 42. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit zusammen 384 Seiten.
   Neu aufgenommen wurden seit der letztjährigen Tagung 22 Mitglieder, ihren Austritt erklärten 10.
   Auf Einladung von Prof. Kolb und seinen Mitarbeitern versammelte sich die Gesellschaft vom 18. bis 23. September 1977 zur 51. Hauptversammlung in Bamberg. Etwa 130 Mitglieder und Gäste nahmen an den 42 Vorträgen, Demonstrationen und Filmen teil. Eine ganztägige Fahrt durch die Fränkische Schweiz und zur Teufelshöhle beschloß die Tagung.
3. Herr Everts verliest den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1977 und bittet um pünktliche Beitragszahlung.
4. Die Kassenprüfer, die verhindert sind, teilen brieflich mit, daß ihre Prüfung zu Beanstandungen keinen Anlaß ergeben habe.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes für das Geschäftsjahr 1977 werden bei einer Enthaltung angenommen.
6. Für das Geschäftsjahr 1978 werden als Kassenprüfer die Herren Dittrich und Wächtler, als ihr Stellvertreter wird Herr Kruska wiedergewählt.
7. Die Beiträge für das Geschäftsjahr 1979 werden bei 11 Gegenstimmen und 12 Enthaltungen wie folgt festgelegt: Vollmitglieder 65,– DM; Studenten 40,– DM.
8. Herr Claude (Zoologisches Museum der Universität Zürich) lädt auch im Namen der Herren Biegert (Anthropologisches Institut) und C. Schmidt (Zoologischer Garten) zur 53. Jahreshauptversammlung nach Zürich ein.
   Die Mitgliederversammlung begrüßt außerdem eine Einladung durch die Herren Apfelbach und Kulzer nach Tübingen und spricht sich dafür aus, ihr zur 54. Jahresversammlung 1980 zu folgen.
9. a. Die Mitglieder nehmen einen Vorschlag von Herrn Kuhn zustimmend zur Kenntnis, wonach die Satzung dahin geändert werden sollte, daß Anträge zur Tagesordnung spätestens 3 Monate vor der Jahreshauptversammlung eingereicht sein müssen, auf der sie behandelt werden sollen. Solche Anträge könnten dann zusammen mit der Einladung zur Jahresversammlung an die Mitglieder verschickt werden.
   b. Das Ministerium für Landwirtschaft und Ernährung in Budapest möchte die „Zeitschrift für Säugetierkunde" über ein Mitglied eintauschen. Einzelheiten beim Geschäftsführer.
   c. Herr Herre appelliert an die Mitglieder, Patenschaften für Ausländer zur Vermittlung der „Zeitschrift für Säugetierkunde" zu übernehmen.
   d. Herr Gorgas verliest Grüße von Prof. Sokolov, der durch Krankheit verhindert ist.
   e. Herr Hemmer fragt nach der Bearbeitung von Aufnahmeanträgen. Herr Kuhn teilt mit, daß hierfür der Geschäftsführer zuständig sei.

f. Auf Anfrage berichtet Herr KUHN, daß ein neues Mitgliederverzeichnis druckfertig vorliege. Darauf sagt Herr GEORGI zu, Druck und Versand kostenlos zu übernehmen.

Die Sitzung endet um 17.15 Uhr.

Prof. Dr. M. RÖHRS	Prof. Dr. H.-J. KUHN	Prof. Dr. J. NIETHAMMER
1. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

BUCHBESPRECHUNGEN

100 Jahre kynologische Forschung in der Schweiz. Hrsg.: Schweizerische Kynologische Gesellschaft, Albert-Heim-Stiftung, Bern. 211 S.

Das Buch enthält 15 Beiträge zur Hundeforschung. Im ersten Teil wird die Geschichte der kynologischen Forschung in der Schweiz dargestellt; Beiträge von HUBER, W., und LÜPS, P.: Die Anfänge der kynologischen Forschung in der Schweiz; STAMPFLI, H. R.: Die prähistorischen Hunde der Schweiz — ein geschichtlicher Rückblick; ALTHAUS, TH.: Der Beitrag der Schweiz zur Verhaltensforschung beim Haushund; GLÄTTLI, W.: Die Albert-Heim-Stiftung.

Der zweite Teil enthält einige Beiträge über wissenschaftliche Fragen der Hundeforschung. KELLER, D. und HUBER, W.: Das Abstammungsproblem des Haushundes; LÜPS, P.: Rassewandel beim Haushund, RÄBER, H.: Die Herkunft der schweizerischen Sennenhunde und des St. Bernhardshundes; SEIFERLE, E.: Bewegungsstudien am Gangwerk des Hundes; ALTHAUS, TH.: Die Entwicklung des Verhaltens beim Siberian Husky in den zehn ersten Lebenswochen; KAISER, G.: Ergebnisse fortpflanzungsbiologischer Untersuchungen an Haus- und Wildhunden.

Der dritte Teil ist Hundekrankheiten gewidmet; Autoren sind U. FREUDIGER, A. KRÄHENMANN, R. FANKHAUSER und H. STÜNZI.

Das Buch schließt mit einer von G. KAISER bearbeiteten Kynologischen Bibliographie der Schweiz. Für den Hundeforscher enthält das Buch interessante Einzelheiten über die Geschichte der Kynologie. In den wissenschaftlichen Beiträgen werden Fragen behandelt, die sicher zu weiterer Forschung und Diskussion anregen werden. M. RÖHRS, Hannover

FOX, M. W.: **The Dog, its Domestication and Behavior.** New York and London: Garland STPM-Press 1978. 296 pp., $ 24.50.

M. W. Fox ist in den letzten Jahren durch zahlreiche Veröffentlichungen über Caniden hervorgetreten; er legt jetzt erneut ein Werk über Haushunde vor, welches vor allem Problemen der Domestikation und des Verhaltens gewidmet ist. Besonderes Interesse verdienen die Kapitel über das Verhalten von herrenlosen Stadthunden sowie über Eigenarten von Bastarden zwischen Kojoten und Beagle in erster und zweiter Generation. Der deutsche Leser ist von weiten Teilen des Buches enttäuscht, weil das wichtige und sehr vielfältige deutschsprachige Schrifttum, sowohl die älteren Werke von KELLER, HILZHEIMER, ANTONIUS, FISCHEL und KLATT als auch die modernen Arbeiten dem Verfasser unbekannt blieben. Eine ganze Reihe von behandelten Problemen und aufgeworfenen Fragen hätten sonst Klärungen oder andere Beleuchtungen finden können. Der Zoologe empfindet auch unsaubere Begriffsbestimmungen als störend und ist erstaunt über Sätze wie auf S. 88: „The origin(s) of the dog therefore still remains an enigma although one might conclude on the basis of this study that if the wolf were the sole progenitor of the dog, then dogs would howl more and bark much less than they do", da ihm die so vielfältigen Abwandlungen in der Domestikation bewußt sind. Über die Veränderung der Lautgebung bei Haushunden liegen nicht nur im modernen deutschen, sondern auch im amerikanischen Schrifttum zahlreiche Angaben vor. Der Zoologe beachtet eine Reihe nützlicher Angaben veterinärmedizinischer und psychologischer Ausrichtung. W. HERRE, Kiel

Olschowy, G. (Hrsg.): **Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland.** Hamburg und Berlin: Paul Parey 1978. 926 S., 265 Abb., 133 Tab., Ln. DM 198,–.

Der Schwerpunkt dieses unter Mitwirkung von 78 Autoren entstandenen Überblicks über den Stand von Natur- und Umweltschutz in unserem Lande liegt im ökologisch-biologischen Bereich. Die Technik ist keineswegs ausgespart, aber sowohl in ihrer Bedeutung als Verursacher von Umweltproblemen wie als Lösungsmöglichkeit solcher Probleme in den gegebenen Gesamtrahmen eingebunden. So wird, trotz der durch die Vielfalt der Autoren durchaus sichtbaren Vielfalt der Standpunkte und Blickwinkel, doch ein durchgängig einheitliches Prinzip gewahrt. Fast in allen Abschnitten ist erkennbar, daß es bei den Fragen um Natur- und Umweltschutz im weitesten Sinne um die Rolle des Menschen in seiner natürlichen aber auch sozialen Umwelt geht und um die Verantwortung, die ihm in dieser Rolle in ständig zunehmendem Maße zuwächst.

Das Buch ist in mehrere, aufeinander aufbauende Teile gegliedert. Das einführende Kapitel beschreibt die historische Entwicklung von Natur- und Umweltschutz mit den Veränderungen des Umweltbewußtseins. Den zentralen Raum nimmt die Darstellung der Eingriffe des Menschen in seine Umwelt ein. Zu ihrem Verständnis führen die Abschnitte über die ökologischen Grundlagen und die landschaftsbestimmenden Faktoren. Die Eingriffe werden, nachdem sie in ihrem gesamten Wirkungsgefüge angesprochen wurden, nach einzelnen Verursachungen, wie z. B. Verkehr, Industrie, Landwirtschaft und Flurbereinigung oder Forstwirtschaft und Jagd, abgehandelt und Ziele wie Wege aufgezeigt, die zur Lösung oder Minderung der verursachten Schäden führen können. Anschließend wird der Naturschutz in seinen verschiedenen Aspekten als Flächen- und Artenschutz vorgestellt. Kapitel über Landschaftsplanung, ihre Methoden und deren Anwendung und über Naturschutz- und Umweltschutzrecht zeigen das Instrumentarium auf, mit dem in diesem Bereich gearbeitet werden kann und muß. Den Abschluß bilden Stand und Ziele in Ausbildung und Forschung und eine Aufstellung von Behörden und Einrichtungen des Natur- und Umweltschutzes.

Die einzelnen Abschnitte sind zumeist ausreichend mit Literaturhinweisen versehen. Die in dieser Gesamtübersicht wohl notwendigerweise oft summarisch abgehandelten Einzelthemen erhalten so eine notwendige Ergänzung. Aber auch ohne den Rückgriff auf diese Literatur enthält das Buch eine Fülle von Informationen, Fakten und Anregungen. Es wird so u. a. zu einem wichtigen Nachschlagewerk für alle, die in irgendeiner Weise mit diesem Problemkreis befaßt sind; zumal die sonst weit gestreute Masse der Veröffentlichungen kaum mehr überschaut werden kann.

Nur eine Erwartung erfüllt das Buch nicht. Es enthält, wenn man den Titel auch als solche verstehen könnte, keine „Vollzugsmeldung". Wohl in allen Kapiteln wird deutlich, daß die ungelösten die gelösten Probleme weit überwiegen. Für den, der in einzelnen, angesprochenen Bereichen die Realität kennt, wird sehr augenfällig, daß neben der Zustandsanalyse mehr die mögliche Richtung der Problemlösung aufgezeigt wird. Es wird, oft an Beispielen, gezeigt, was machbar wäre, wenn alles Wissen und alle Mittel so eingesetzt würden, wie wünschenswert und notwendig. Diesen Mangel, wenn es überhaupt einer ist, haben weder die Autoren noch der Herausgeber zu verantworten. Die Verantwortung dafür, daß zwischen Theorie und Praxis gerade hier noch eine so weite Lücke klafft, liegt ganz eindeutig im politischen Bereich. So ist zu hoffen, daß nicht nur diejenigen, die aus beruflichem wie privatem Engagement im Natur- und Umweltschutz arbeiten, sondern auch die, die Möglichkeiten eröffnen können, daß Erkenntnisse und Ergebnisse dieser Arbeit auch in die Tat umgesetzt werden, von diesem Buch regen Gebrauch machen. H. Hoerschelmann, Hamburg

20. Phylogenetisches Symposion: Co-Evolution

Hamburg, 28.–30. November 1975. Mit Beiträgen von Prof. Dr. Helmut Zwölfer, Bayreuth, Dr. Hannes F. Paulus, Freiburg i. Br., Dr. Hans Regenfuss, Freiburg i. Br., Dr. Gerd von Wahlert, Ludwigsburg. Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, Nr. 2. Schriftleitung: Prof. Dr. Otto Kraus, Hamburg. 1978. 125 Seiten mit 28 Abbildungen, davon 4 farbig, im Text und auf 3 Tafeln und 8 Tabellen. Kartoniert 28,– DM

Die Stammesgeschichte einer Tiergruppe kann nur unvollkommen erforscht und verstanden werden, wenn man sie nicht zugleich als Element im Gefüge der Gesamt-Evolution betrachtet. Co-Evolution ist Stammesgeschichtsforschung, die bewußt solchen wechselseitigen Bedingtheiten nachgeht und damit das Geschehen der Evolution auf einer höheren Integrationsstufe untersucht.

H. Zwölfer bespricht Mechanismen und Ergebnisse der Co-Evolution zwischen phytophagen und entomophagen Insekten und höheren Pflanzen. Der Bogen reicht von den bereits im Devon Sporen und verfallende Pflanzenteile fressenden Insekten und Pflanzensaft-Saugern über erste Blatt-Fraßspuren im Perm bis zu den Nektar sammelnden „modernen" Insekten und den noch jüngeren Gruppen der Blattminierer, Gallwespen und Gallmücken.

H. F. Paulus untersucht umgekehrt die Co-Evolution zwischen Blüten und ihren tierischen Bestäubern, wobei er mit der Vogel- und der Fledermausblütigkeit über die geläufigeren Beispiele der Insektenblütigkeit wesentlich hinausgreift, die „Signaltäuschung" bestimmter Orchideen jedoch nicht als Element der Co-Evolution ansieht.

H. Regenfuss betrachtet die parallele Evolution von Parasiten und Wirten, wobei speziell auch die parasitophyletische Methode eine kritische Neubewertung erfährt.

G. von Wahlert schließlich sieht in den evolutorischen Interaktionen der Co-Evolution einen Schlüssel zum besseren Verständnis der Geschichte der Biosphäre.

Die Beiträge machen mit grundlegenden Aspekten der Co-Evolution vertraut, aber auch mit speziellen Themenbereichen, die in der internationalen Diskussion bislang zu kurz gekommen sind.

22. Phylogenetisches Symposion: Das evolutive Plateau Säugetier

Karlsruhe, 25.–27. November 1977. Mit Beiträgen von Prof. Dr. Dr. h. c. Dietrich Starck, Frankfurt a. M., Prof. Dr. Heinz Moeller, Heidelberg, Prof. Dr. Wolfgang Maier, Frankfurt a. M., Prof. Dr. Gerhard Hahn, Marburg. Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, Nr. 3. Schriftleitung: Prof. Dr. Otto Kraus, Hamburg. 1978. 95 Seiten mit 36 Abb. und 1 Tabelle. Kartoniert 26,– DM.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 178,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 32,60 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Dietrich Starck

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

auf evolutionsbiologischer Grundlage

Band I

Theoretische Grundlagen. Stammesgeschichte und Systematik unter Berücksichtigung der niederen Chordata

1978. 100 Abbildungen. XIII, 274 Seiten
DM 88,–; US $ 48.40
Subskriptionspreis gültig bei Abnahme des Gesamtwerkes
Gebunden DM 70,40; ca. US $ 38.70
ISBN 3-540-08889-X
Preisänderungen vorbehalten

Die vergleichende Morphologie hat als klassische Grundlagenwissenschaft in der Biologie ihre Bedeutung beibehalten, auch wenn jüngere Disziplinen im Vordergrund des Interesses stehen. Auch für den Spezialisten bleibt die Kenntnis der Organismenformen und ihrer Strukturen die unerläßliche Basis. Ihre Erforschung und die Aufdeckung ihrer Ursachen ist eine der größten Herausforderungen der Wissenschaft. Funktionelle, konstruktive und biologische Gesichtspunkte sind dabei ebenso zu berücksichtigen, wie die Ergebnisse von Nachbardisziplinen.

Seit mehreren Jahrzehnten fehlt im deutschsprachigen Schrifttum ein zusammenfassendes, ausführliches Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Chordatiere, das über die Bedürfnisse einer Einführung für Anfänger hinausgeht und überdies unter einheitlichen Gesichtspunkten verfaßt wurde.

Dieses Werk bringt eine Gesamtdarstellung der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere unter Berücksichtigung der niederen Chordata auf evolutions- und funktionsbiologischer Grundlage. Dabei finden die neuen Ergebnisse der Palaeontologie weitgehende Berücksichtigung. Band I stellt eine ausführliche Einleitung über Stammesgeschichte und Systematik der Wirbeltiere dar.

This book represents the most thorough treatment of comparative vertebrate anatomy available in the German literature. Using the results of new paleontological research, an exhaustive study has been made of the biological basis for the evolution and function of the lower chordata.
This approach lays the groundwork in Volume I for comprehensive survey of comparative vertebrate anatomy and for the volumes which follow.

In Vorbereitung:

Band 2
Das Skeletsystem
Erscheint Frühjahr 1979

Band 3
Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltbeziehung, des Stoffwechsel und der Fortpflanzung
Erscheint 1980



Springer-Verlag
Berlin
Heidelberg
New York




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



